



TITLE:

モンシロチョウの行動生態学的研究(Dissertation_全文)

AUTHOR(S):

香取, 郁夫

CITATION:

香取, 郁夫. モンシロチョウの行動生態学的研究. 京都大学, 1998, 博士 (農学)

ISSUE DATE:

1998-05-25

URL:

<https://doi.org/10.11501/3138621>

RIGHT:

モンシロチョウの行動生態学的研究

1998

香取郁夫

目次

第1章 序論	1
第2章 精包授受に絡む雄の交尾実態	
1節 はじめに	5
2節 方法	7
3節 結果	
1. 雌の生涯交尾頻度	10
2. 雄の生涯交尾頻度と交尾時間	10
3. 精包量	14
4. 雄の交尾と生存日数の関係	16
5. 雌の産卵中断とその後の産卵バーストの関係	17
4節 考察	17
第3章 水分補給のメカニズム	
1節 はじめに	21
2節 方法	23
3節 結果	
1. 野外訪花植物の糖濃度	26
2. 雄の水分要求度と生存日数	26
3. 野外アミ室における雄の生存日数	31
4. 雌の水分要求度	32
4節 考察	33
第4章 訪花採餌様式1……訪花パターンと訪花学習	
1節 はじめに	36
2節 方法	38
3節 結果	
1. 訪花パターン	45

2. 訪花学習性	46
3. 学習記憶能力	50
4 節 考察	52
第 5 章 訪花採餌様式 2 ……花の色パターンに対する訪花行動	
1 節 はじめに	55
2 節 方法	57
3 節 結果	
1. 花色に対する選好性	65
2. 人工蜜標に対する訪花行動	71
4 節 考察	75
第 6 章 送粉者としての特質	
1 節 はじめに	80
2 節 方法	82
3 節 結果	
1. 結実率	87
2. 訪花昆虫の訪花頻度と目別構成比	88
4 節 考察	90
第 7 章 総合考察	93
要約	101
謝辞	104
引用文献	105

第 1 章 序論

本研究は、モンシロチョウ成虫が自らの繁殖成功度最大化のために日常的な生活においてどのような努力を行っているかを行動生態学的見地から明らかにすることを目的とする。

昆虫の日常的な行動様式は主に、配偶とそれに絡むなわばり防衛や雌探索、採餌、産卵、移動、休息などに分けられる。行動生態学における多くの研究は、これらの行動様式の個々にスポットを当て、ある行動様式がなぜそのようなものであるかについて、自然選択の立場から適応的、進化的解釈を試みてきた。

ここ四半世紀特にめざましい進歩を遂げた研究の盛んな分野として、例えば、配偶に絡む様々な特質に関する研究を挙げることができる。かつて、配偶行動は雌雄の利益が一致した形で協力的に行われるものと考えられてきたが、この考え方は現在受け入れられず、かわって雌雄の利害対立と雄間競争という新たな見方が主流を占めている (Krebs and Davis, 1981)。その背景には雄雌が互いに自分の遺伝子を次世代に最大限に伝えようと努力しているとする「利己的遺伝子」の概念 (Dawkins, 1976) と、雄同士が雌を求めて競い合ったり雌が雄を選ぶ際に働くと考えられる「性選択」の概念 (例えば、Darwin, 1871; Burk, 1986) の台頭がある。雄間競争の最たる研究例として、なわばり防衛に関する一連の研究 (例えば、Wilson, 1975; 伊藤, 1978)、精子競争 (例えば、Parker 1970; Wagge, 1979)、局所的配偶者競争 (例えば、Fisher, 1930; Werren, 1980; Metcalf, 1980) などが掲げられる。例えば、Maynard Smith and Parker (1976) は闘争する個体のとるべき戦略を、常に戦って相手を傷つけたり殺してしまうタカ派と常にディスプレイを行うだけで危険な闘いを行わないハト派に分け、簡単な計算式でゲーム理論を展開することで、様々な状況における進化的に安定な戦略 (ESS) が何であることを明らかにした。この理論はなわばりをめぐって争う雄のジャノメチョウの採る戦略を調べるのに用いられ、雄は自分たちが先住者の時はタカ派として、侵入者の時はハト派として振る舞う

というような、立場の違いによって異なる戦術を使い分けるというブルジョア派戦略を用いていることを明らかにした (Davies, 1978)。

移動と採餌に絡む最適採餌理論も目覚ましい発展を遂げた分野の一つである(例えば、MacArthur and Pianka, 1966; Pyke et al., 1977; Krebs and McCleery, 1984)。この理論は、生物の採餌様式について、現在利用中のパッチをいつ去るか、どのように動けば好適なパッチの発見効率が上がるか、といった問題を最適性の観点から様々なモデルを用いて扱う中から生まれてきたものである。昆虫に関して行われた研究では、水生昆虫 (Formanowicz, 1984) やミツバチの採餌 (Eickwort and Ginsberg, 1980; Waddington and Heinrich, 1981) に適用された例が知られている。この理論は、採餌以外にも雌の産卵植物探索 (Prokopy and Roitberg, 1984) や雄の配偶相手探索 (Adams, 1981) など、広く 'foraging' と称されるすべての行動様式に応用されている。

以上、大きく配偶、採餌に絡む著名な研究例を述べたが、その他にも、花と昆虫の共進化 (例えば、Heinrich, 1979a; Price and Waser, 1979)、捕食者被食者間軍拡競争 (Dawkins and Krebs, 1979)、採餌・産卵学習 (例えば、Papaj and Prokopy, 1989; Papaj and Lewis, 1993)、社会性昆虫に見られる利他行動と血縁選択、包括適応度の問題 (例えば、Hamilton, 1972; Wilson, 1975; Dawkins, 1979) など、昆虫をとりまく行動生態学の世界は目覚ましい進歩を遂げてきたと言える。

行動生態学を含む生態学そのものの大きな流れは、先にも述べたように生物の複雑多様な生活様式を分類体系化し一部の行動様式について詳細に調べていくという研究の歴史を持っている。そのため、ともすると各行動様式の相互関連性やある個体の包括的な行動の評価について検討する機会を逸してしまうことが少なくなかったと思われる。当然のごとく、昆虫は配偶、採餌、産卵、雌探索、休息などの行動様式を短い一生の間に混合して行う。そして、それぞれの行動様式には一定の時間とエネルギーを配分しなければならないというトレードオフの関係がある。さらに、訪花採餌と産卵行動の間には学習記憶の干渉が存在することも

強く示唆されている (Stanton, 1984)。このように各行動様式は互いに制約を及ぼし合っており、一行動様式だけから個体の適応度を議論することは現実的でないように思える。また、究極的にはこうした複雑な制約の中で個体が一日のうちに、また一生のうちに変動する周囲の環境を配慮した上で各行動様式に対しいつ、どれほどの時間とエネルギーを配分するかという問題こそが、適応度に直結する問題であると考えられる。そのためには、まずもって一種の生物を用いて各々の行動様式の特徴をしっかりと把握した後にそれらの相互関連性と個体の行動の統合的包括的な評価を行うことこそが当面の最重要課題になると思われるが、そうした研究は数少ないのが現状である。

本研究では、こうした背景をふまえ、アブラナ科蔬菜類の害虫として知られかつ一般になじみの深いモンシロチョウを用いて行動生態学的なアプローチを試みる。モンシロチョウ (*Pieris rapae crucivora* Boisduval) は日本のほぼ全土に分布し、世界的にはヨーロッパ、北アフリカから中央アジアにかけて、また日本、台湾を含む東アジアに広く分布する。また北アメリカ、オーストラリアなど従来生息していなかった地域へも進入し分布を広げている (江島, 1987)。国内においては、通常年6～7回発生し、2～3月より現れる。北海道などの寒冷地での発生は年2回、八重山諸島では周年発生を繰り返す、1月にも成虫が見られる。耕作地周辺に好んで生息し多くの花で吸蜜する。幼虫の食草は主にキャベツ (*Brassica oleracea* L.)、ダイコン (*Raphanus sativus* L.)、ハクサイ (*Brassica pekinensis* Rupr.) などのアブラナ科野菜類だが、イヌガラシ (*Rorippa indica* (L.) Hieron.) などの野生アブラナ科植物も利用する。通常は蛹越冬で九州南部以南の暖地では中齢以降の幼虫で越冬する。農薬にも強い抵抗力を持ち、園芸害虫として有名な種である (白水ら, 1987)。本種は、多化性で日本全国にふつうに見られるため、研究材料として入手の容易であるというメリットをもつ。さらに一個体が採餌、配偶、産卵までの全ての生活様式を営むという点において、同じ訪花昆虫として有名なミツバチやマルハナバチなどの社会性膜翅目では困難な各様式間相互作用

の検討や包括的な議論が可能となるであろう。

本研究は7章で構成される。第2章では配偶様式について取り扱う。ここでは、いかに配偶相手を確保し自分の遺伝子を受け継ぐ子孫の数を増やすかという問題を、特に雄の立場から精包授受に絡む交尾特性を調べることで解明していく。第3章では水分補給様式について取り扱う。ここでは、いかに生命活動に不可欠な水分を補給するかという問題を、吸蜜糖濃度と活動量および水分要求度の関連性について調べることで解明していく。第4、5、6章では訪花採餌様式について取り扱う。具体的に、第4章ではいかに効率的な採餌を行うかという観点から本種の訪花学習性の解明とその能力の定量化に努める。第5章では、訪花行動を形成する上での生得と学習の兼ね合いについて探る。特に前半では花色選好性の季節変異について、後半では蜜標つまり花上の蜜源の位置を知らせる斑紋に対する訪花行動について調べる。第6章では、本種が花粉媒介に寄与しているかどうかを調べる。最終第7章では、これらの結果を相互に関連づけて総括し、個体の行動を包括的に評価することがどこまで可能かを行動生態学的な見地から議論する。

第2章 精包授受に絡む雄の交尾実態

1節 はじめに

配偶行動において、子孫に対してより多くを投資する雌は受け身で、投資量の少ない雄は積極的に雌を奪い合い競争するというケースが一般的である（Krebs and Davies, 1981）。ところがそれには例外もあり、例えば鳥類の多くや両生類、魚類そして節足動物のいくつかで、雄も雌と同じように卵を守ったり子育てをしたりその他様々な方法で投資を行い、雌はより多くを投資してくれる雄を積極的に選んで配偶相手とするケースが知られている。その雄による投資の一例として近年注目を浴びているのが、昆虫類において交尾時に雄が雌へ精子とともに栄養を送り込んで雌の産卵数上昇に貢献していると思われる現象（精包栄養説）である。この現象は網翅目、直翅目、鱗翅目などで知られており、鱗翅目では精包という精子と栄養の混ざった袋を雌の体内に送り込むという手法を採っている

（Drummond, 1984）。また精包は雌への栄養投資といった意味あいの他に、大きな固まりを雌の体内に送り込んで雌の再交尾までの時間を稼ぎ、その間に産まれる卵の父権を確保するために機能しているとする説もある。この精包授受に絡む交尾実態を解明することは、精包の果たす役割、つまり父権確保の問題や雄がいかに雌や子孫に投資しているかという問題を解明する上で大きな手助けとなるだろう。

チョウにおいては多くの種で雌が一生に複数回交尾することが知られている（例えば、Pliske, 1973; Burns, 1968; Ehrlich and Ehrlich, 1978; Drummond, 1984; Foresberg and Wiklund, 1989; Wiklund and Foresberg, 1991）。一生に雌が何回交尾するかは交尾間隔に依存し、交尾間隔は主に前回交尾したときの相手雄が雌の交尾囊の中に形成した精包の大きさに依存することが一部の種で知られている

（Labin, 1964; Sugawara, 1979; Rutowski, 1980; Rutowski et al., 1981; Rutowski, 1984;

Oberhauser, 1989)。つまり、雌の交尾嚢に形成された精包は日単位で徐々に消化吸収されていき（Oberhauser, 1992; Rutowski et al., 1981）、ある程度交尾嚢内の精包が小さくなると雌は再交尾する。従って、大きな精包は雌の再交尾までの期間を延長させることができるのである。一方、精包の大きさは雄のもつ諸特性、例えば雄の体サイズ、日齢、交尾歴や前回交尾からの経過日数などに大きく依存する（Svard and Wiklund, 1986; Oberhauser, 1988; Foresberg and Wiklund, 1989; Kaitala and Wiklund, 1995）。従って、雌の生涯交尾頻度はその雌が交尾した相手雄のもつ諸特性に直接影響を与えられると考えられるが、この予測を直接実証した研究はいまだエゾスジグロシロチョウ（*Pieris napi*）の1例しかない（Kaitala and Wiklund, 1994）。またこれら一連の精包を仲立ちとした雄と雌の交尾実態のかかり合いについて一種のチョウを用い全体的総合的に研究を行った例は皆無といっ

てよい。モンシロチョウの雌も一生に複数回交尾する（Burns, 1968）。野外において最も古い日齢の雌グループは1～7個の精包を交尾嚢に持っていたことが調べられている（Suzuki, 1979）。しかし、この雌間の所持精包数の大きな差異についてはいまだに納得のいく説明がなされていない。この問題に関しては、モンシロチョウの雌の交尾間隔が交尾相手となった雄の送り込んだ精包の大きさに依存しておりさらにその大きさが雄の持つ諸特性に依存して大きくばらつくならば、納得のいく説明が可能となるだろう。

以上のような背景をふまえ、本章では自然条件に近いと考えられる野外のアミ室を利用して、未だモンシロチョウでは分かっていない精包の大きさに影響を与える雄の諸特性について調べていくとともに、その特性そのものが雌の生涯交尾頻度に直接影響を与えているかどうかについて主に調べていく。さらに雄のもつ諸特性と交尾時間との関連についても調べ、これらと精包サイズの3者のつながりについて明らかにする。また、ある条件を備えた雄は長時間交尾する傾向にあったが、考察ではその適応的意義に関して新説を提示する。

2 節 方法

本実験は京都大学農学部の野外アミ室（1.8 × 1.8 × 1.8 m）で行った。実験に用いたモンシロチョウは幼虫または卵の時期に京都大学周辺のキャベツ畑から採集するか、累代飼育によって得たもので、幼虫は450mlの透明な円形プラスチックカップ（底面の直径9 cm、高さ4.5cm）を用いて自然日長自然温度下において飼育した。幼虫の餌としてキャベツまたはダイコンを与えた。野外アミ室に成虫を放して実験を行う場合は、羽化し翅が乾ききった頃油性マジックペンを用いて後翅に西洋数字で羽化順に個体識別番号を書いてアミ室に放し、個体別に行動を観察できるようにした。アミ室内には成虫の吸蜜源として野外で実際にモンシロチョウが利用している植物を直植え、または植木鉢に植えて導入した。

1. 雌の生涯交尾頻度

雌の生涯交尾頻度が雄のもつ諸特質により影響されるかどうか調べるために、羽化後1～8日の処女雌49匹をそれぞれ最高11匹の雄が放し飼いにされている2つのアミ室に無作為に導入した。そして、雌の生涯における交尾、再交尾と相手となった雄の諸特質をそれぞれの交尾について記録した。実験は1992～1994年の4～11月における全ての活動期間を通じて行った。

2. 雄の生涯交尾頻度と交尾時間

交尾時間を決める雄と雌の諸特質を探るため、前実験に使用中の雄に新たに別の処女雌を与え、交尾にはいったペアの個体番号と交尾時間を記録した。雄の諸特質の1つとして交尾間隔を調べたが、雄が羽化後初めて交尾した場合には羽化後の日数を最初の交尾までの交尾間隔として用いた。この事例は129例の交尾観察記録のうち44例に及んだ。交尾は通常アミ室の中で終了するまでそっとしてお

いたが、一部のペアは同時並行して行っていた次の実験に使用する目的で、交尾開始と同時に450mlのプラスチックカップに移し、すぐ隣のプレハブ小屋内に安置した。カップに移したペアとアミ室内のペアで交尾時間に大差はなかった（それぞれ114.79分、n=58と102.52分、n=69；Mann-Whitney U test: n.s.）ので、扱いの異なる2種類のデータは総合して解析に用いた。

3. 精包量

雄のもつ諸特質が雌に送り込む精包量に影響を与えているかどうか調べるために、交尾中に雄から雌へ渡された精包量を測定した。ここで精包量は雌に注入される全ての物質に等しいと仮定し、雌の見かけの体重増加に代謝や水分ロスによる推定自然体重減少量を足したものを精包重と見なした。なお、Svard and Wiklund (1986) は交尾中に雄から雌へ注入される物質は精包の他に付属腺分泌物も含まれるとしている。交尾中の雌の見かけの体重減少はアミ室のすぐ隣にあるプレハブ小屋内に設置されている電子天秤を用いて、交尾直前直後の雌の体重を測定することによって算出した。具体的には、処女雌の体重を交尾前に測定後、雄のいるアミ室にカップで移送しアミ室に放した。すると、まもなく交尾が成立した。成立後直ちにペアを元のカップに入れて小屋内に安置し、交尾終了後すぐに雌の体重を測り、引き続き雄の体重も測るという手法を採った。実験期間は1992～1994年であった。

さらに、別の処女雌を用いて代謝と水分ロスによる自然体重減少率を以下の方法で推定した。各処女雌を200mlプラスチックカップに入れ暗所で数時間安置した。この状況下では全ての雌は全く活動をしなかった。そして上述の方法で安置前後の体重を測り自然体重減少量を算出し、複数雌より得られたデータを元に自然体重減少率を推定した。全ての体重測定過程において、電子天秤での測定を円滑に行うために、カップ内にいるモンシロチョウに二酸化炭素を吹きかけて一時的に麻酔し体重を測定した。各交尾ごとに雄の交尾間隔、交尾歴、そして交尾時

間も同時に記録した。

4. 雄の交尾と生存日数の関係

雄は交尾時に精子とともに巨大な精包を雌に受け渡すが、この栄養投資によって雄の寿命が縮まるかどうかを以下の方法で実験した。ほぼ同時期に羽化したモンシロチョウの雄を交尾雄と無交尾雄の2グループに分けた。交尾雄は羽化翌日から1日または2日に1回処女雌を与え交尾させた。無交尾雄は一生交尾の機会を与えなかった。これら2つの雄グループを別々のアミ室に入れて飼育し、生存日数を比較した。アミ室には蜜源として、濃度20%のしょ糖溶液をエッペンドルフチューブに入れた黄または青色の人工花を常時設置した。実験期間は1995年5月30日から7月19日であった。

5. 雌の産卵中断とその後の産卵バーストの関係

産卵中の雌を一定期間産卵植物から遠ざけておくと、再び産卵植物を与えたときに一時的な産卵数の爆発的上昇がおけると予想される。そこでこの現象を「産卵バースト」と名付け、本章では雄が長時間交尾する適応的意義として『産卵バースト仮説』を掲げる（考察に詳述）。そこで、この説を支持するための実験として、雌を産卵植物から一定期間遠ざけた後産卵植物を与えた場合に産卵数が一時的に増えるかどうかを以下の方法で調べた。野外からランダムにとってきたあらゆる日齢の雌23匹の翅を短く切った。つぎに250mlプラスチックカップの底に足場を安定させるための新聞紙を敷き、産卵植物としてダイコンの葉を適当な大きさに切って基部を水を含んだ脱脂綿でまいたものを入れ、そこへ雌を1匹ずつ放しカップ内で維持し産卵させた。雌を入れたカップは25℃12L12D恒温室に安置し光源には白色蛍光灯及びグローランプを用いた。雌には1日1回餌として20%しょ糖液を十分与え、毎日餌を与えるときにダイコンの葉も新しいものに取り替え、その都度各個体ごとに産卵数も記録した。さらに実験を始めて3日目に、長時間

交尾した雌の状況を再現するためにダイコンの葉を全て取り除き餌を与えない日を1日設けた。そしてその日の前後で産卵数がどのように変化したかを調べた。この産卵方法は1個体当たり1日に最大100個以上産卵させることが可能なので、野外での産卵環境とは異なるものの雌にとっては産卵になんら障害のない好適な環境であると思われた。実験は1996年6月17日～7月1日にかけて行った。実験に用いた個体は京都市左京区花背、上黒田付近で採集したが全ての個体は交尾済みであった。

3節 結果

1. 雌の生涯交尾頻度

アミ室に一生を通じて雄とともに放し飼いにした雌は全ての個体が交尾したが、生涯を通じて一度しか交尾しなかった個体もいれば複数回交尾した個体もいた。雌の生涯交尾頻度に影響を与えていた雄のもつ特質は2つ存在した。それらは交尾回数と交尾間隔である。つまり、交尾回数のより少ない雄と交尾した雌（ 1.576 ± 0.123 vs. 3.263 ± 0.323 回 [mean \pm S.E.], $t=5.760$, $df=50$, $p=0.000$ ；図2-1）、あるいは交尾間隔のより長い雄と交尾した雌（ 2.576 ± 0.392 vs. 1.000 ± 0.171 日, $t=2.950$, $df=50$, $p=0.005$ ；図2-2）は交尾回数が少なかった。

2. 雄の生涯交尾頻度と交尾時間

ほとんどの雄は羽化の翌日から交尾を始めた。しかし中には羽化当日に交尾した雄もいた（雄の初回交尾観察160例中5例）。このような早熟雄と交尾した雌も受精卵を生んだ。通常雄は1日1回交尾したが、1日2回交尾するケースもときどき観察された（全交尾観察486例中21例）。雄の生涯交尾頻度は生存日数に比例して多くなり、長命な個体は一生に10回以上交尾した（図2-3）。

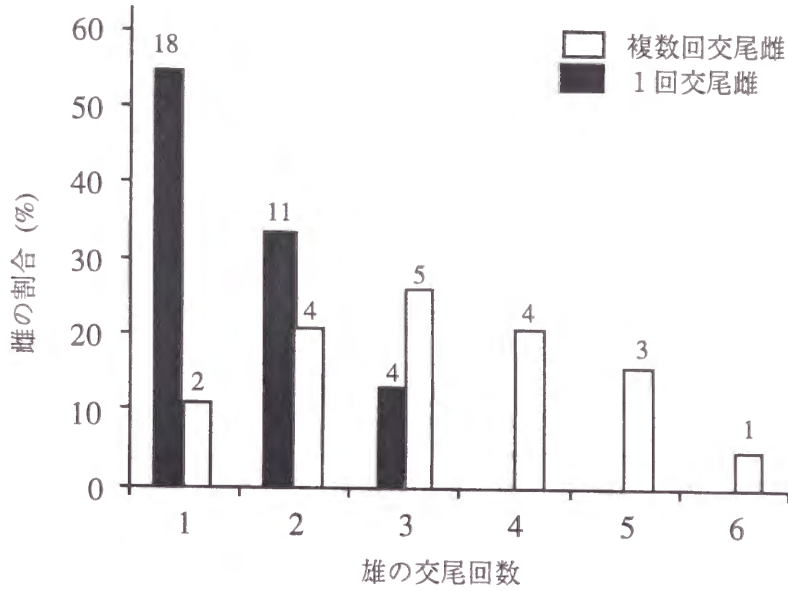


図2-1 一生に複数回交尾した雌と1度だけ交尾した雌との、交尾相手となった雄の雌と交尾した時点での交尾回数の比較
複数回交尾した雌は1回だけ交尾した雌より有意に交尾回数の多い雄と交尾していた (Mann-Whitney U test: $p<0.0001$)。

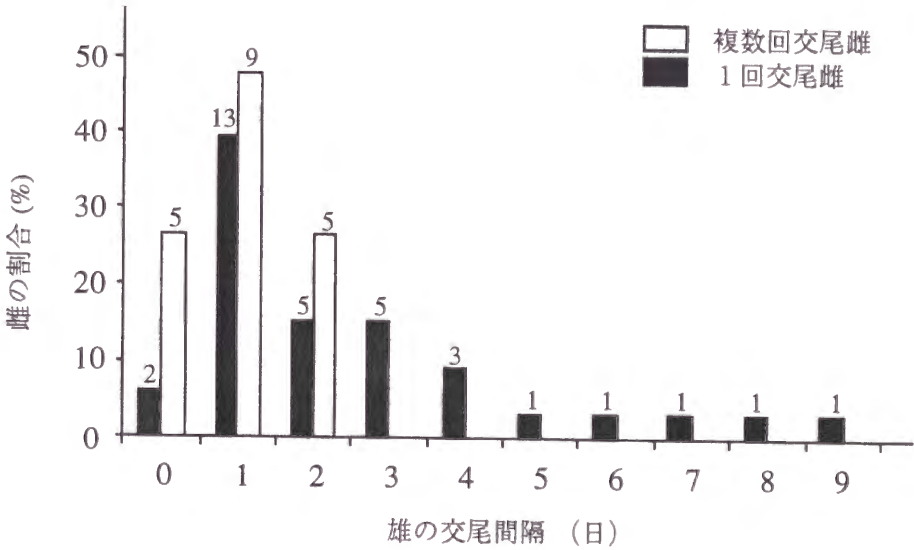


図2-2 一生に複数回交尾した雌と1度だけ交尾した雌において、交尾相手となった雄の雌と交尾した時点での前回交尾からの経過日数の比較
複数回交尾した雌は1回だけ交尾した雌よりも有意に交尾間隔の短い雄と交尾していた (Mann-Whitney U test: $p=0.0060$)。

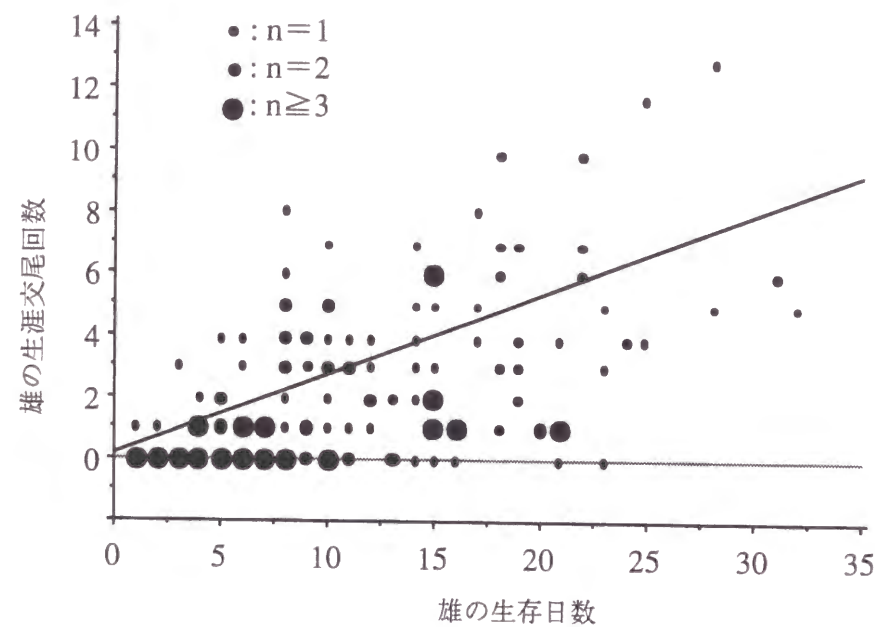


図 2-3 アミ室内において十分量の処女雌を与えたときの雄の生存日数と生涯交尾回数の関係
回帰直線: $y = 0.226x - 0.417$ ($r^2=0.347, n=190, p<0.0001$)

交尾時間も雌の交尾回数と同様に雄のもつ2つの特質と相関があった(表2-1)。つまり、雄の直前までの交尾回数が多いほど(図2-4)、また前回交尾からの間隔が短いほど(図2-5)交尾時間は長くなった。特に、雄が1日2回交尾した場合の2回目は非常に延長する傾向にあり、しばしば翌日の朝まで続いた(雄の1日2回交尾観察10例中5例)。

表 2-1 交尾時間に影響を与える要因に関する重回帰分析

factor	coefficient	s.e.	t-value	p
雄の体重 (mg)	-0.532	0.463	1.149	0.253
雄の交尾間隔 (日)	-10.61	2.993	3.545	0.001
雄の交尾回数	16.009	2.813	5.691	0.000
雌の体重 (mg)	-0.245	0.294	0.834	0.406
n=128, $r^2=0.379$, p=0.000				

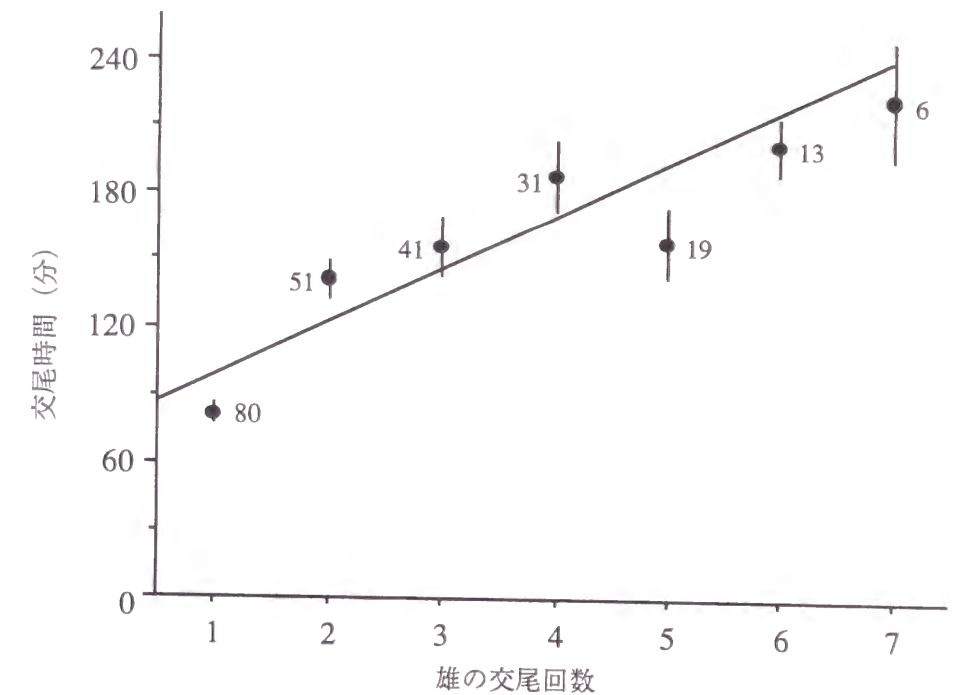


図 2-4 雄の交尾回数と交尾時間 (mean±S.E.) の関係
図中の数字はサンプル数を示す。
回帰直線: $y = 23.67x + 73.50$ ($r^2=0.268, n=241, p<0.0001$)

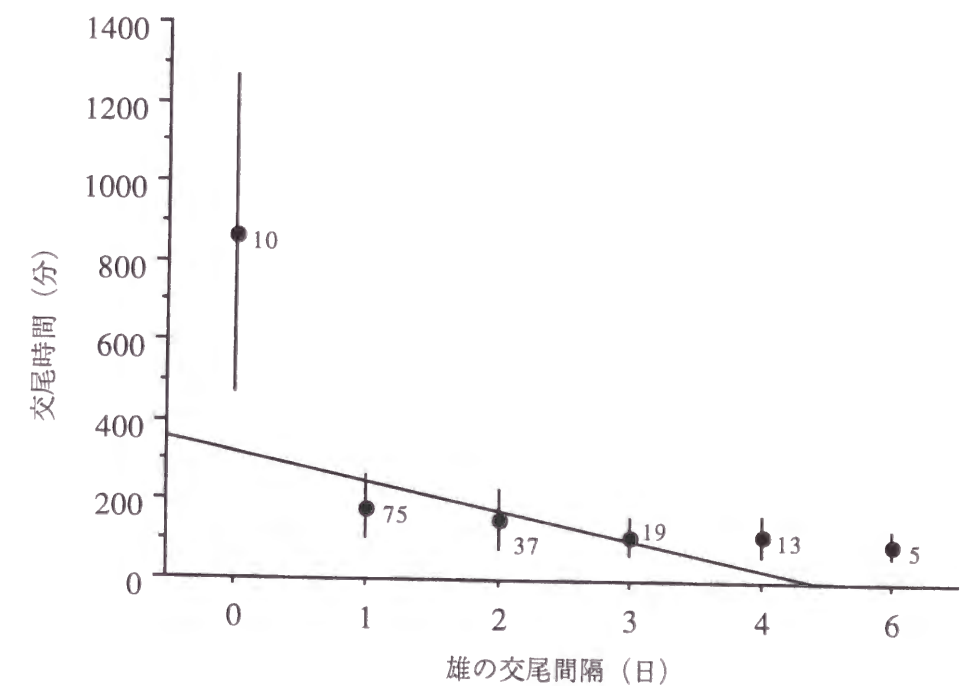


図 2-5 雄の交尾間隔と交尾時間 (mean±S.E.) の関係
図中の数字はサンプル数を示す。
回帰直線: $y = -68.17x + 328.39$ ($r^2=0.174, n=159, p<0.0001$)

3. 精包量

処女雌の推定自然体重減少率は、 $0.526 \pm 0.031 \text{ mg/hour}$ ($n=35$, $\text{mean} \pm \text{S.E.}$) と計算された。精包量は交尾前後での雌の見かけの体重増加に推定自然体重減少量を足したものと見なした。これにより、1回に送られる精包量の全平均は $3.692 \pm 0.181 \text{ mg}$ ($n=130$) と推定できた。これは平均雄体重の7.398%にあたった。1回に送った精包量の最大は10.63mg、最小は0.66mgであった。精包量は4要素と相関を持っていた(表2-2)。つまり、雄の体重(図2-6)と雄の交尾間隔(図2-7)に対して正の相関が、雄の交尾回数(図2-8)と雌の体重に負の相関があった。全ての相関は高水準で有意であった。

表 2 - 2 精包重に影響を与える要因に関する重回帰分析

factor	coefficient	s.e.	t-value	p
雄の体重 (mg)	0.081	0.009	8.820	0.000
雄の交尾間隔 (日)	0.391	0.059	6.569	0.000
雄の交尾回数	-0.434	0.055	7.832	0.000
雌の体重 (mg)	-0.017	0.006	2.977	0.004
n=129, $r^2=0.672$, $p=0.000$				

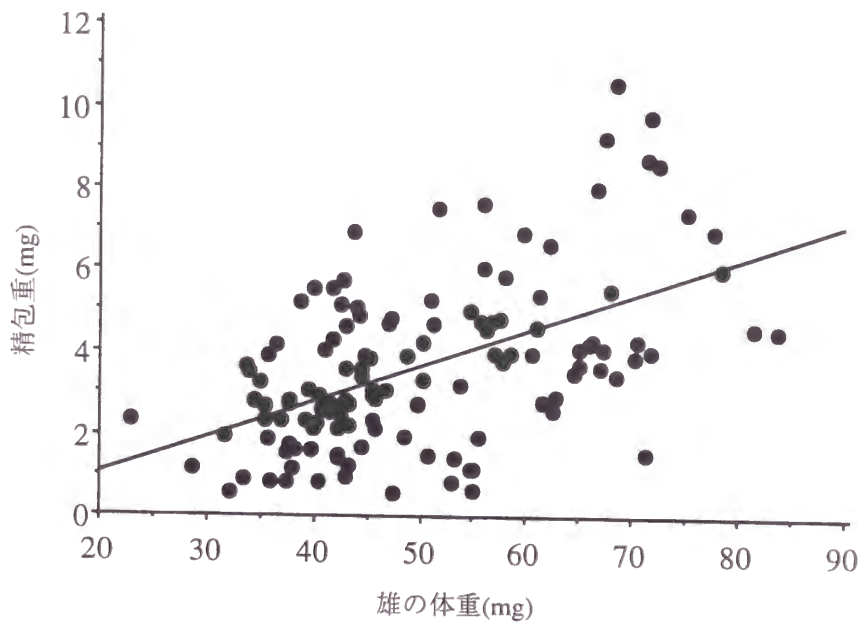


図 2 - 6 交尾直後の雄の体重と精包重の関係
回帰直線: $y = 0.087x - 0.674$ ($r^2=0.293$, $n=130$, $p<0.0001$)

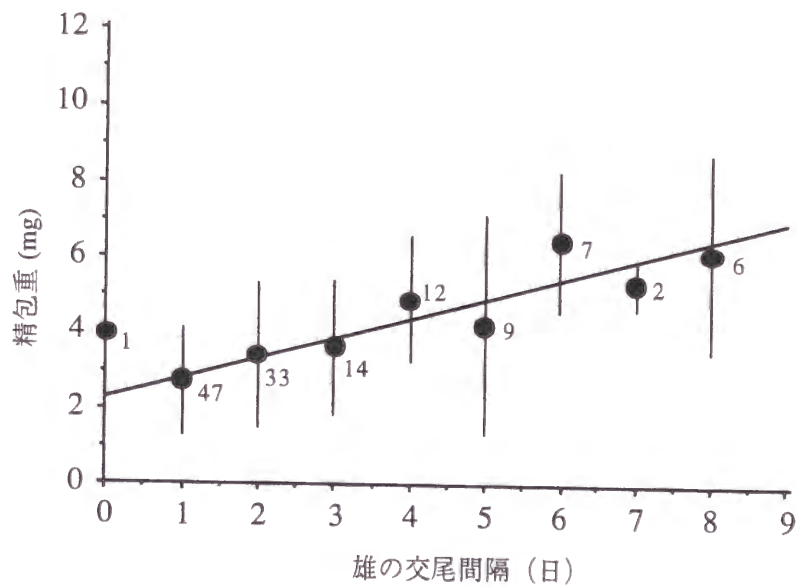


図 2 - 7 雄の交尾間隔と精包重 (mean \pm S.E.) の関係
図中の数字はサンプル数を示す。
回帰直線: $y = 0.527x + 2.288$ ($r^2=0.255$, $n=131$, $p<0.0001$)

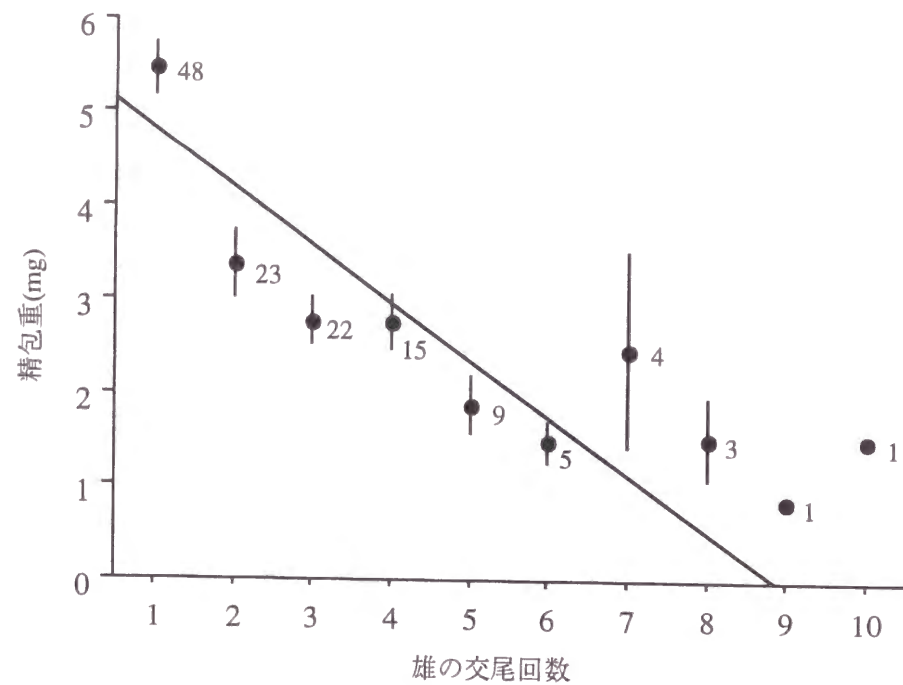


図 2-8 雄の交尾回数と精包重 (mean±S.E.) の関係
 図中の数字はサンプル数を示す。
 回帰直線: $y = -0.615x + 5.423$ ($r^2=0.361$, $n=131$, $p<0.0001$)

4. 雄の交尾と生存日数の関係

交尾雄は生涯に最高14回最低0回、平均5.33回の交尾を行い、その生存日数は 11.96 ± 1.08 回 ($n=49$, mean±S.E.) であった。一方、無交尾雄の生存日数は 12.94 ± 1.26 回 ($n=48$) であった。2 グループの生存日数に有意な差はなかった (表2-3)。

表 2-3 交尾雄と無交尾雄の生存日数 (mean±S.E.)
 2 グループ間に有意差なし (Mann-Whitney U test: $p=0.611$)。

	生存日数(日)	平均交尾回数	n
交尾雄	11.96 ± 1.08	5.33	49
無交尾雄	12.94 ± 1.26	0	48

5. 雌の産卵中断とその後の産卵バーストの関係

産卵中の雌に1日の産卵中断期間を設けた場合にその前後1日の産卵数を比較すると、中断前日の産卵数が 33.09 ± 8.74 個 ($n=23$) であったのに対し、中断後日の産卵数は 66.73 ± 8.25 個 ($n=22$) となり、中断前日の約2倍であった (表2-4)。両日の産卵数の間には有意差があった (Mann-Whitney U test: $p=0.0025$)。この結果は産卵中断中も雌の体内では一定速度で卵が作られており、再び産卵可能な状態になったときに一時的な産卵数の爆発的上昇 (産卵バースト) がおきることを意味する。

表 2-4 産卵中断期間 [1 日] をはさんだ前後各1日の雌の産卵数の比較

両日の産卵数の間に有意差あり (Mann-Whitney U test: $p=0.0025$)。

	産卵数		
	mean	S.E.	n
中断前日	33.09	8.74	23
中断後日	66.73	8.25	22

4 節 考察

本章では、雌が一生に何度交尾するか、どのような間隔で交尾するかといった雌の交尾実態が、精包を仲立ちとした雄の交尾特性と強く結びついていることを示した。具体的には、交尾回数の多い雄、前回の交尾からの間隔が短い雄と交尾した雌は後に再交尾する傾向にあった (図2-1, 2)。さらにそのような性質を持つ雄は小さな精包を雌に受け渡した (表2-2, 図2-7, 8)。したがって、雌の生涯交尾頻度は交尾時に雄が受け渡す精包量に依存していることが十分に想定される。上記2種類の特質を持つ雄の他に体サイズの小さな雄も小さな精包を受け渡した (表2-2, 図2-6)。Sugawara (1979) はモンシロチョウを用いて $4 \mu\text{l}$ 以上の精包を受

け取った雌だけが交尾直後に交尾拒否行動をとることを示した。このことを考慮に入れると、雌は小さな精包を受け取ると交尾拒否行動を示す期間が短いので交尾間隔も短いのだろう、そして小さな精包しか渡せない雄とばかり交尾した雌は結果的に生涯交尾頻度が多くなってしまうのだろうと推測することができる。つまり、雄の諸特質が精包量に影響を与え、精包量が雌の生涯交尾頻度に影響を与えた結果、雄の持つ諸特質が雌の生涯交尾頻度に直接影響を与える現象が観察されたのだ（図2-1, 2）。

では、なぜモンシロチョウの雌は小さな精包を受け取ると再交尾するのだろうか？鱗翅目のほとんどの種では1回の交尾で雌は一生に産む卵の全てを受精させることができるという（Drummond, 1984）。つまり、不足する精子を補うために再交尾しているわけではないようだ。現在多くの支持を集めている仮説は精包栄養説といい、雌は精包を産卵数増加や自らの寿命延長の目的で使うために複数回交尾しているというもので、一部の種ではすでに実証されている（例えば、Wiklund et al., 1993; Boggs and Gilbert, 1979; Boggs, 1981a; b; Boggs and Watt, 1981; Watanabe, 1988）。

一方、交尾時に雄が雌へ栄養投資を行う場合、交尾により雄の寿命が短くなる可能性が指摘されてきた（Drummond, 1984）。その検証例として、Shapiro (1982) はシロチョウ科の一種 *Tatochila sterodice* を用いて冷暗所で活動を抑え餌を与えなければ、交尾した雄の生存日数は交尾しなかった雄よりも有意に短くなることを示した。そしてその減少率は50%に及ぶという。さらにスジマグラメイガ *Ephestia cautella* でも、一生に複数回交尾した雄は交尾回数の少ない雄や交尾しなかった雄より生存日数が有意に短くなったという（Amoaka-Atta, 1976）。このように、栄養投資をする雄の交尾が雄の生存日数を縮め、これが栄養投資をする雄のコストの1つであるとする研究例が主流を占めている。しかしその一方で、交尾で与える物質はもともと交尾のためだけに準備されているものであり、交尾の機会に恵まれない雄がその栄養を自分の体保持と延命に転用することはできないとする見

解もある（Drummond, 1984）。上述のShapiro (1982) の実験は野外で実際には可能な訪花吸蜜によるエネルギー補給がされておらず、交尾した雄のチョウはエネルギー不足のため早死したとも考えられる。本実験では、野外条件と同じように花からのエネルギー補給が十分可能な場合の雄の交尾回数と生存日数の関係を調べてみたところ、雄の交尾回数と生存日数の間には正の相関があり（図2-3）、交尾雄グループと無交尾雄グループの生存日数の間に有意な差はなかった（表2-3）。この結果をもって交尾は雄の生存日数を縮めることはないと早々に結論するわけにはいかない。統計的に有意でなかったとはいえ1日の生存日数の差は確かにみられたからだ。ただこの結果から言えることは、少なくともモンシロチョウにおいて雄は交尾時にかなりの栄養投資を行うにも関わらず、雄の寿命はそれによりさほど縮まらないということである。例えば、本実験では5回交尾して1日しか縮まらなかった。これは交尾1回につき平均生存日数が1.51%短縮されることを意味する。交尾と雄の生存日数の関係を考える上では、自然条件に即した実験法を用いさらに多種で綿密に調査することにより、種間差を考慮した慎重な議論がなされるべきであろう。

今回の実験において、交尾経験の多い雄、前回の交尾からの間隔の長い雄は小さな精包を受け渡し（表2-2, 図2-7, 8）かつ交尾時間も長くなった（図2-4, 5）。このような精包を使いきった雄による長時間交尾は他の種のチョウでも報告されている（Rutowski, 1979; Svard and Wiklund, 1986; Kaitala and Wiklund, 1995）。なぜこうした雄は交尾時間が長いのであろうか？この疑問に対しSvard and Wiklund (1988) は「精包を使い果たした雄は新たに十分大きな精包を準備するために長い時間が必要なのだ」と考えた。この仮説は生理的制約の観点から導き出されたものであり、そこになんら適応的意義は見出されていない。

そこで今一度別の観点から適応的な解釈を試みてみよう。長時間交尾は雌を長時間産卵させないことで雌の体内に成熟卵を蓄積させる効果があるかもしれない。そして長時間交尾の終わった雌は再交尾までに爆発的に産卵する可能性がある。

Gossard and Jones (1977) は、モンシロチョウの雌は曇天の日にはあまり産卵せず晴れた翌日には予想以上にたくさん産卵することを指摘している。また、本実験でも、産卵中の雌に丸1日産卵中断期間を設けた前後1日ずつの産卵数を比較すると、後日は前日の2倍の産卵数があった(表2-4)。つまり、産卵中断中も雌体内では一定速度で卵が生産され続け、その後再び産卵可能な状態となったときに産卵数が一時的に増大するのだろう。したがって、長時間交尾によっても直後の産卵数が一時的に増える可能性はかなり高い。鱗翅目においては最後に交尾した雄の精子が卵の受精に使われるので(Drummond, 1984; Gwynne, 1984とその引用文献)長時間交尾によって直後の雌の産卵数が増えるならば雄にとって長時間交尾には適応的な意味があることになる。つまり、精包を使い尽くしすでに小さな精包しか与えらなくなった雄と交尾した雌は、交尾後早い時期に再交尾する可能性が高まる。しかし、長時間交尾することで雌に一時的な産卵バーストがおきるならば、精包を使い尽くした雄は長時間交尾により、雌が再交尾までに産む自らの精子で受精された卵を増やすことができるのである(新説：産卵バースト仮説)。もしも体内に成熟卵がたまってきた雌は産卵衝動に駆られ交尾後体内に形成された精包がある程度卵を産み終わるまで再交尾しない傾向が現れるならば、この仮説はいっそう支持されるだろう。

一方、長時間交尾は雄に上述のような利益をもたらすと考えられる反面、別のコストを雄に強いる可能性がある。例えば、長時間交尾することで新たな交尾機会を逃すことが想定され(しかし、交尾可能な雌は野外ではなかなか見つけにくく、この点に関する損失は少ないだろう)、こうしたコストとベネフィットの観点から、雄は長時間交尾によりトータルして本当に得するのかといった問題についてさらに突き詰めていかなければならないだろう。逆に大きな精包を与えることのできる雄は長時間交尾する必要は全くない。なぜなら大きな精包は雌の再交尾までの時間を十分に延長できるからである。

第3章 水分補給のメカニズム

1節 はじめに

水は地球上に住むありとあらゆる生物にとって必要不可欠なものである(Patton, 1963)。人間と同じく昆虫もまた体内水分量のある一定範囲内に保たないと生きてはいけない(Bursell, 1970)。昆虫の場合、水分ロスとは体表からの蒸発と排泄によってもたらされる。そして失われた水分量と同じ量以上を何らかの方法で摂取しなければならない(Wigglesworth, 1972)。その方法として、水分を食物から補給したり水を直接口から吸引するほか、一部の種は空気中から表皮を通して、また代謝水の生成によって水分を得ることも知られている(Bursell, 1970; Wigglesworth, 1972)。このような水分補給の問題が特に深刻になってくるのは、乾燥した環境に住む虫や貯穀害虫など直接水を得る機会の少ない虫達であり、彼らは乾燥した糞を排泄したりクチクラの透水性を低くして体表からの水分蒸発を減らすなど様々な工夫をして水分ロスを減らし、また必要以上に食物を取って食物中から水分を補給したり、代謝水を得るためにわざわざ代謝を活発にしたりするという(Bursell, 1970; Wigglesworth, 1972)。

チョウにおいて、これまで水分代謝の問題が深刻に扱われることは全くなかったといってよい。チョウは一般的に薄い蜜を好み、野外においても十分に薄い蜜を吸っているとされてきたからだ(Watt et al., 1974; Pyke and Waser, 1981; Wyatt, 1983)。例えばWatt et al. (1974)によると、ロッキー山脈の高地に住むモンキチョウ属2種の主な訪花植物の糖濃度は20-26%で、花の糖濃度と植物の選好性には有意な相関があったという。またPyke and Waser (1981)によると、中南米の熱帯亜熱帯のチョウ媒花と考えられる花の蜜濃度は平均28.8% (40種平均)で、ハナバチ媒花より十分に薄いという。さらに、実験室においてチョウを長期維持するために与えられるしょ糖またはハチミツの濃度はすべて10-30%であり(例えば、

Levin and Berube, 1972; Gosssard and Jones, 1977; Suzuki, 1978; Boggs and Watt, 1981; Jones et al., 1982; Traynier, 1984; Svard, 1985; Rutowski et al., 1987; Watanabe, 1988; Foresberg and Wiklund, 1989; Oberhauser, 1989; Svard and Wiklund, 1989; Goulson and Cory, 1993; Wiklund et al., 1993; Kaitala and Wiklund, 1994; Conner et al., 1995) チョウが薄い蜜を好むことを示唆している。

ところが本研究では、モンシロチョウが野外において頻繁に訪花する植物の花の糖濃度は平均して50%以上と非常に高濃度であることが判明した。しかしながら、このような高濃度の蜜を実験条件下で与え続けると、モンシロチョウは求水行動を示し生存日数も短くなった。ではいったい野外のモンシロチョウは高濃度の蜜を吸いつついかにして水分補給をしているのだろう。この疑問に答えるため、2つの仮説をたてた。仮説1は、チョウは蜜以外から水を得る機会が十分にあるだろうというものである。可能性としては、例えば露、雨水を直接吸ったり、地面にある水たまりから吸水したり、また雨の翌日に薄まった蜜を吸うなどの方法が考えられる。しかし、仮説1を厳密に吟味していくと、挙げられた可能性のうちいくつかは否定されてしまう。例えば、モンシロチョウが野外の湿地や水たまりで吸水している現場はほとんど観察されていない（江島, 1987; 著者の個人的観察）。また露は晴れた日の続く乾燥した日には降りにくい。仮に降ったとして、1日のうちで露が最も降りやすい早朝の日の出直前にはモンシロチョウは全く活動していない。つまり、仮説1は曇りや雨の日には有効に働きうるが、乾燥した晴れた日が続くときに仮説1だけで必要な水分を全て補給することは不可能だと考えられる。そこでもう1つの仮説をたてた。仮説2は、チョウは野外で活発に活動して代謝が盛んなので、高濃度の蜜を吸い続けても、糖の消費による残存水と代謝水により十分量の水が確保できるに違いないというものである。

本研究では、野外でモンシロチョウが訪花する植物の糖濃度が非常に高いことを示した後、このような高濃度の蜜が実験個体群に不適であることを示す。そこでこの一見矛盾する2つの事実を結びつけるために2つの仮説を立て、仮説2に

ついてそれを実証する実験を行う。そして考察では仮説1と2が相補的に調和して機能している可能性について検討する。

2節 方法

1. 野外訪花植物の糖濃度

モンシロチョウが野外で訪花する植物と訪花しない植物の花蜜の糖濃度を測定した。花のほとんどは京都大学北部キャンパス内に咲いていたものを用い、一部鞍馬や大原、市原で調べた。多くの場合、花を摘み取った直後に1～5 μ lのドラモンド社製マイクロキャピラリーを用いて蜜を集め携帯用の屈折率糖度計で重量糖濃度(g/水100g)を直接測定した。一部の花は摘み取った後ナイロン袋に入れて昆虫学研究室の圃場のプレハブ小屋に持ち帰り、採集後10分以内に同様の方法で測定した。花の中には通常のマイクロキャピラリーでは蜜が採集できないほど花筒の細くて小さい花もあったが、このような場合マイクロキャピラリーをガスバーナーで熱して引っ張り、管をさらに細くしたものを使用した。測定は1991～1995年の晴天から曇天の日に行い、雨の日の翌日は蜜が薄まっている場合が多いので除外した。測定はモンシロチョウが野外で訪花吸蜜している時間帯である午前9時から午後1時にかけて行った。モンシロチョウが野外で訪花する植物か否かは、筆者の野外での観察、及び田中(1982; 1989)、江島(1980; 1983)が作ったモンシロチョウの野外での訪花植物リスト、または各種蝶類図鑑(江島, 1987; 福田ら, 1982; 渡辺, 1991; 白水ら, 1987; 白水・原, 1960)に記載されているか否かをその判断基準とした。

2. 雄の水分要求度と生存日数

水分補給法として、活発に活動を行って高濃度の花蜜から必要な水分を得るという仮説2がうまく機能しているかどうかを知るため、飼育して羽化したモンシ

ロチョウの雄のみを用いて以下の要領で実験を行った。雄は羽化後翅が固まった後、前翅長を記録し翅をはさみで短く切ってその付け根に個体識別番号を油性ペンで書いた。モンシロチョウ成虫は水で湿らせた脱脂綿に脚で触れると自発的な口吻の伸長反応を示す。そこでまずこの反応が水分不足によって生じることを確認した。ここでは水に対する自発的な口吻伸長反応を起こしている個体だけを選びその個体に水または60%しょ糖液を十分に与えた直後に再び水を含ませた脱脂綿上におき、その反応が継続されたか止まったかを調べた。

次に、雄の活動量と吸蜜糖濃度が水の要求度と生存日数に与える影響を調べるために、まず雄を活動グループと不活動グループの2グループに大きく分けた。活動グループの雄は200mlの透明プラスチックカップのなかに足場として適当な大きさの新聞紙を敷いた上に1匹ずつ入れた。カップには内部が湿潤化するのを防ぐために小さな穴を無数開けた。200mlカップは翅を切った成虫が中で翅を羽ばたかせ動き回るのに十分な大きさである。一方、不活動グループの雄は1匹ずつ三角紙に包んで活動を抑制した。それぞれのグループはさらに餌として与えられるしょ糖溶液の濃度によって水(0%)、10、20、40、60%の6区画に分けられた。全ての雄は12L12D、25℃の恒温室内で維持され、1日1回正午前後に決められた濃度のしょ糖溶液を与えた。1回の吸蜜時間は1～5分で雄が満足して自ら口吻を丸めてしまうまで十分に吸蜜させた。そして、吸蜜直後に水に対する反応を見るため各個体の脚を水で湿らせた脱脂綿に触れさせ、雄が自発的に口吻を伸長するかどうかを調べた。この際、口吻を伸長した個体が水を吸ってしまうことのないよう細心の注意を払った。この記録は羽化の翌日から死亡するまで行い、あわせて生存日数も記録した。体サイズが口吻伸長反応と生存日数に影響を与えないよう、雄は前翅長により2つのグループへ均等に配分した。

3. 野外アミ室における雄の生存日数

活発に活動を行って高濃度の花蜜から必要な水分を得るという仮説2をさらに

確証するため、恒温室のカップ内よりもさらに活動量が多いと考えられる野外アミ室内において、高濃度の蜜を吸蜜し続けた場合に生存日数が活動量の変化に伴いどのように変化するかを調べた。まず、羽化後翅を切らずに個体識別番号を書いたモンシロチョウを活動個体群と不活動個体群に分けた。活動個体群はアミ室に放し自由に飛翔させ、唯一の吸蜜源としてヒメジョオンの花をアミ室に直植えにして与えた。ヒメジョオンは実験期間中100～200頭花を安定して咲かせていた。一方、不活動個体群は三角紙に包んで活動を抑制し、400mlプラスチックカップの中に立てて並べ、直射日光を避けるためのナイロンボックスとともに同じアミ室内の片隅に安置した。そして1日1回昼前後に50%のしょ糖溶液を餌として十分に与えた。観察期間は1996年7月15日から8月3日で、期間中同日に羽化したモンシロチョウを両個体群へ均等に配分することで個体群間で日による環境条件の違いが生じないように心がけた。この期間中雨が1日だけ降ったがその日は全てのモンシロチョウを三角紙に入れて冷暗所にしまい込み雨水を吸水させなかった。またときどき早朝日の出直前の最も露が降りやすい時間帯にアミ室内をくまなく調べたが、露の降りた形跡はなかった。従って、本実験中にアミ室活動個体群が花蜜以外から水を直接得ることはなかったと考えられる。また、この期間中ヒメジョオンの糖濃度をほぼ毎日マイクロキャピラリーと携帯用屈折率糖度計で測定し、アミ室活動個体群が吸蜜した糖濃度を査定した。

4. 雌の水分要求度

水に対する自発的な口吻伸長反応を雄と同様に雌も示すかどうかを調べるための実験を行った。まず、雌を既交尾雌と処女雌の2グループに分けた。既交尾雌のグループは羽化後2日以内に野外アミ室に放し飼いにしている雄と1回だけ交尾させた。処女雌のグループは交尾させなかった。その後2グループの雌の翅を短く切り個体識別番号を書いた。そして、無数の穴のあいた200mlプラスチックカップの底に適度な大きさの新聞紙を敷きその上に産卵植物として適当な大きさ

にちぎったダイコンの葉を入れた。葉は付け根を水を含んだ脱脂綿で包み、脱脂綿に含まれた水を雌が吸水することのないようその回りをナイロンで包んである。そしてこのカップに1匹ずつメスを入れ、中で自由に活動させた。ダイコンの葉は毎日新しいものと入れ替えその都度産卵数もチェックした。全ての雌は12L12Dの25℃の恒温室内で維持され1日2回午前10時～12時と午後5時～7時に40%濃度のしょ糖を十分に与えた。そして毎回吸蜜直後の雌が水に対して自発的な口吻伸長反応を示すかどうかを前述の雄に対して行った実験と同様の方法で観察した。

3節 結果

1. 野外訪花植物の糖濃度

モンシロチョウが野外で利用する花の糖濃度は $53.86 \pm 2.05\%$ [mean \pm S.E.] (n=32種) で、活動期間中は季節に関わりなく常に非常に高濃度であった(表3-1)。一方、モンシロチョウの訪花しない花の糖濃度は $43.43 \pm 3.63\%$ (n=16種) であった(表3-2)。モンシロチョウが訪花する植物の糖濃度は訪花しない植物の糖濃度より有意に高かった(unpaired-t test: df=46, t=2.695, p=0.0098)。

2. 雄の水分要求度と生存日数

水に対し自発的な口吻伸長反応を示す個体に、60%しょ糖溶液を与えた場合と水を与えた場合では、水を与えた場合の方が有意に口吻伸長反応が収まった($\chi^2=5.650$, p=0.017; 表3-3)。これは、自発的口吻伸長反応が水分不足によって引き起こされるということを意味する。

表3-1 モンシロチョウの訪花植物の糖濃度(%)

種名	和名	糖濃度(%)		n	調査時期
		mean	S.E.		
<i>Veronica persica</i>	オオイヌノフグリ	59.14	1.21	11	Mar - Apr
<i>Brassica Rapa</i>	カブ	72.00	0.71	2	Apr
<i>Brassica juncea</i>	セイヨウカラシナ	73.00	1.13	8	Apr
<i>Astragalus sinicus</i>	レンゲ	41.03	2.28	15	Apr
<i>Sonchus</i> sp.	ノゲシ	50.00	2.00	2	Apr
<i>Orychophragmus violaceus</i>	オオアラセイトウ	60.56	2.56	9	Apr
<i>Glechoma hederacea</i>	カキドオシ	30.60	2.25	5	Apr
<i>Brassica oleracea</i>	キャベツ	53.60	3.04	21	Apr - May
<i>Raphanus sativus</i>	ダイコン	55.16	2.24	22	Apr - May
<i>Brassica Rapa</i>	ハクサイ	68.22	1.55	18	Apr - May
<i>Taraxacum officinale</i>	セイヨウタンポポ	39.80	3.28	27	Apr - May
<i>Taraxacum japonicum</i>	カンサイタンポポ	49.00	2.11	9	Apr - May
<i>Stellaria</i> sp.	ハコベ	64.63	2.67	4	Apr - May
<i>Rhododendron</i> sp.	ツツジ	53.87	4.68	19	Apr - May
<i>Trifolium repens</i>	シロツメクサ	68.50	2.41	8	May
<i>Trifolium pratense</i>	アカツメクサ	57.20	3.34	5	May
<i>Cirsium japonicum</i>	ノアザミ	41.88	2.58	16	May - Jun
<i>Erigeron philadelphicus</i>	ハルジョオン	50.26	1.96	33	May - Jun
<i>Rorippa indica</i>	イヌガラシ	52.14	5.68	11	May - Jul
<i>Oxalis corniculata</i>	カタバミ	42.21	9.79	7	May - Jul
<i>Oxalis Martiana</i>	ムラサキカタバミ	53.50	2.23	5	Jun
<i>Calystegia</i> sp.	ヒルガオ	33.50	3.86	4	Jul
<i>Helianthus annuus</i>	ヒマワリ	51.25	1.11	4	Jul
<i>Lythrum anceps</i>	ミソハギ	32.60	1.86	10	Jul
<i>Ligustrum lucidum</i>	トウネズミモチ	66.90	1.85	10	Jul
<i>Erigeron annuus</i>	ヒメジョオン	63.38	1.71	13	Jul - Oct
<i>Kalimeris Yomena</i>	ヨメナ	57.50	1.70	13	Oct
<i>Solidago altissima</i>	セイタカアワダチソウ	65.67	1.09	15	Oct
<i>Cosmos bipinnatus</i>	コスモス	55.77	1.67	13	Oct
<i>Polygonum Thunbergii</i>	ミゾソバ	51.85	3.61	17	Oct
<i>Justicia procumbens</i>	キツネノマゴ	41.44	4.24	9	Oct
<i>Geranium thunbergii</i>	ゲンノショウコ	67.28	1.26	9	Oct
全種平均		53.86	2.05	32	

表 3-2 モンシロチョウの訪花しない植物の糖濃度 (%)

種名	和名	糖濃度(%)		n	調査時期
		mean	S.E.		
<i>Camellia japonica</i>	ツバキ	25.00	1.77	8	Apr
<i>Prunus yedoensis</i>	サクラ	36.40	2.58	35	Apr
<i>Chaenomeles lagenaria</i>	ボケ	25.55	3.95	10	Apr
<i>Prunus persica</i>	モモ	31.60	1.63	5	Apr
<i>Lamium amplexicaule</i>	ホトケノザ	56.60	1.89	9	Apr
<i>Vicia sativa</i>	カラスノエンドウ	62.54	2.47	13	Apr
<i>Fritillaria verticillata</i>	バイモ	46.08	1.38	6	Apr
<i>Narcissus sp.</i>	ラッパズイセン	33.92	6.88	6	Apr
<i>Rubus hirsutus</i>	クサイチゴ	66.56	1.79	9	Apr
<i>Duchesnea indica</i>	ヘビイチゴ	49.67	4.06	6	Apr
<i>Corydalis incisa</i>	ムラサキケマン	46.10	4.30	5	Apr
<i>Anthriscus sylvestris</i>	シャク	71.50	1.50	2	Apr
<i>Thermopsis lupinoides</i>	ムラサキセンダイハギ	42.25	1.89	4	May
<i>Lamium album</i>	オドリコソウ	32.10	1.59	5	May
<i>Iris sp.</i>	アヤメ	31.63	0.69	4	May
<i>Lilium lancifolium</i>	オニユリ	37.40	2.54	43	Jul
全種平均		43.43	3.63	16	

表 3-3 口吻伸長反応を示す個体に水または60%
しょ糖溶液を与えた直後の同反応の有無
2 処理間の反応率に有意差あり ($\chi^2=5.650$, $p=0.017$)。

	○ (n)	× (n)
水	7	13
60%	17	7

25℃恒温室において、雄のモンシロチョウは高濃度のしょ糖液を吸わせ続けると、のどの渇きを訴えた(表3-4)。また、生存日数は10、20%のしょ糖液を与えた個体で最も長く、それより高濃度のしょ糖液を与えられた個体は寿命が縮まり、水のみを与えられた個体もエネルギー不足により早死にした(図3-1)。さらに、20%しょ糖液を与え続けられた個体は活動個体も不活動個体もともにのどの渇きを示さなかったのに対し、40%のしょ糖液を与え続けられた場合、日を経るごとに両個体ともどの渇きを訴える頻度が上昇したがその上昇速度は活動個体の方が不活動個体より緩やかで(図3-2)、生存日数も有意に長くなった(表3-5)。つまり、高濃度の蜜のみを吸い続けると水分不足に陥り早死にするが、活動量が多ければ水分不足が緩和され生存日数も延長されることが分かった。この結果は野外個体は活発な活動により高濃度の蜜のみから必要な水分を得ているとする仮説2を支持する。

表 3-4 雄の一生を通じた自発的口吻伸長率
雄は活動個体と不活動個体に分けられ、さらに与えられたしょ糖濃度によって5分割された。n: 反応性テストの試行回数。同列内の異なる文字のついた数値間に有意差あり ($p<0.05$; Scheffe's F)。

	不活動		活動	
	%	(n)	%	(n)
0%	8.11 a	(37)	6.06 a	(33)
10%	0.00 a	(304)	0.33 a	(307)
20%	4.57 a	(372)	3.37 a	(416)
40%	63.08 b	(130)	57.47 b	(174)
60%	87.50 c	(16)	88.88 c	(18)

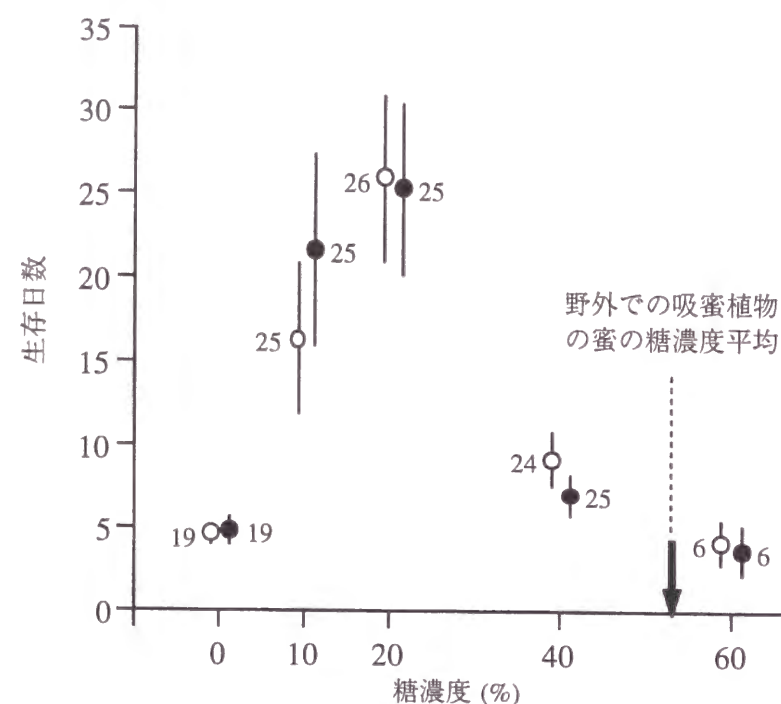


図 3-1 活動個体 (○) と不活動個体 (●) における吸蜜糖濃度と生存日数 (mean±95%信頼区間) の関係
両個体群は与えられたしょ糖の濃度によって0, 10, 20, 40, 60%の5区画に分けられた。図中の数字はサンプル数を示す。野外でモンシロチョウが吸蜜する糖濃度は生存日数を縮めるほどに濃いことが分かる。

表 3-5 活動量と生存日数の関係

活動量が多いほど高濃度の蜜を吸い続けた時の生存日数が長い。

糖濃度	不活動	活動	T test
	mean (n)	mean (n)	
20%	25.32 (25)	25.96 (26)	n.s.
40%	7.04 (25)	9.13 (24)	p=0.0378

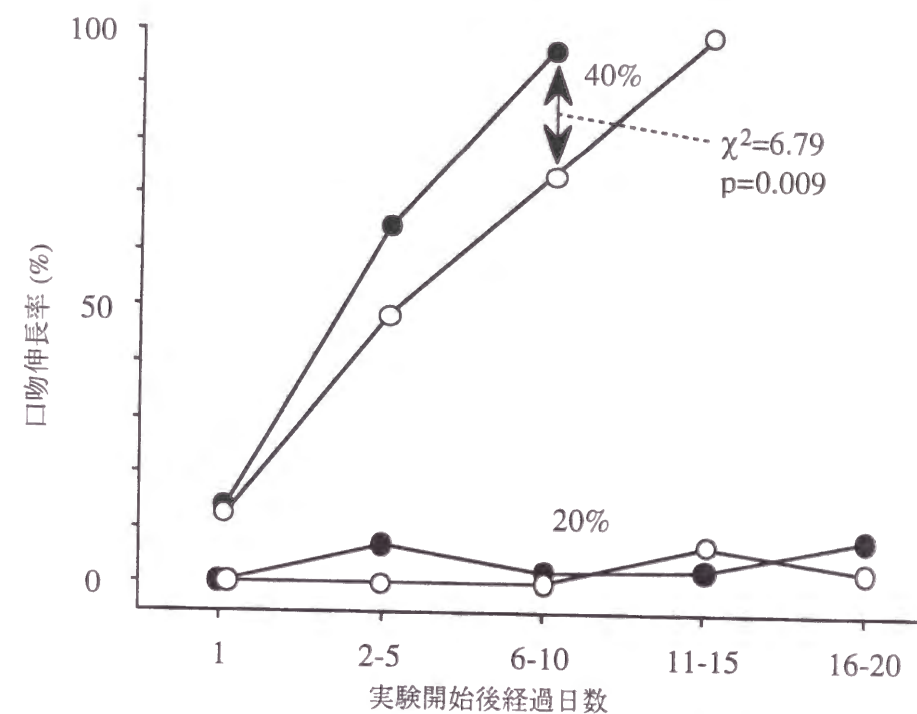


図 3-2 一定濃度 (20%または40%) のしょ糖液を与え続けたときの経過日数に伴う口吻伸長率の変化
各濃度について活動個体 (○) と不活動個体 (●) に分かれる。40%吸蜜個体の6-10日の区画で活動、不活動個体間の口吻伸長率に有意差があった。しかし、他の全ての区画においては有意差はなかった。

3. 野外アミ室における雄の生存日数

野外アミ室内で自由に活動した活動個体群と同じアミ室内の片隅で三角紙に閉じこめ活動を抑制した不活動個体群とで生存日数を比較した (表3-6)。アミ室活動個体群の吸蜜したヒメジョオンの糖濃度は $64.60 \pm 1.65\%$ ($n=15$)、最高74%最低56%で、常に50%よりも高かった。また、その生存日数は 7.267 ± 0.714 日

($n=15$) であった。一方、不活動個体群は50%しょ糖液を吸蜜し続け、その生存日数は 4.400 ± 0.289 日 ($n=15$) で、活動個体群の方が有意に長生きした

(Mann-Whitney U test: $p=0.0029$)。また、恒温室の60%吸蜜個体群の生存日数

(4.167 ± 0.477 日; $n=6$) と較べても、アミ室活動個体群の方が平均して若干濃い

蜜を吸っているにも関わらず有意に長生きした (Mann-Whitney U test: $p=0.0216$)。この結果は、活動量が多いほど濃い蜜を吸い続けても水分不足になりにくいことを示し、仮説2がさらに強く確証された。

表 3-6 アミ室内でヒメジョオンのみを吸蜜し続けた活動個体群と50%しょ糖液を吸蜜し続けた不活動個体群の生存日数の比較
活動個体群は不活動個体群よりも有意に長生きした (Mann-Whitney U test: $p=0.0029$)。

	吸蜜糖濃度 (%)	生存日数 (日)	n
活動	64.6	7.26	15
不活動	50.0	4.40	15

4. 雌の水分要求度

25℃恒温室において、40%のしょ糖液を吸蜜し続けた雌も雄同様に水に対して自発的な口吻伸長反応を示した (表3-7)。既交尾雌は処女雌よりも有意に高い頻度で口吻伸長反応を示したが ($\chi^2=18.23, p<0.0001$)、これは既交尾雌の方が産卵活動により多くの水分を失うためと考えられる。既交尾雌と処女雌をあわせた平均の反応率は62.17%で、これは40%のしょ糖液を吸蜜し続けた雄の活動個体群とほぼ同じ頻度であった。この結果は、雄も雌もほぼ同じ水分要求性を示すことを意味する。

表 3-7 40%しょ糖溶液を与え続けたときの雌の口吻伸長率
2グループ間で有意差あり ($\chi^2=18.23, p<0.0001$)。

	既交尾雌	(n)	処女雌	(n)
口吻伸長率 (%)	79.66	(59)	44.68	(94)

4 節 考察

一般にチョウは薄い蜜を好み野外においても十分に薄い蜜を吸っているとされてきた (Watt et al., 1974; Pyke and Waser, 1981; Wyatt, 1983)。活動を抑制したアゲハチョウに高濃度のしょ糖液を与え続けると、中腸や後腸に糖の結晶ができて生理的な支障をきたすという報告例もある (Watanabe, 1992)。しかし一部にヨーロッパのセセリチョウの一種は様々な花から40~65%という高濃度の花蜜を吸っていたという報告例もある (Pivnick and McNeil, 1985)。本実験においても、野外におけるそうした高濃度の花蜜を吸蜜している事実を報告した (表3-1)。花蜜の糖濃度は大気中の湿度と密接に関連していることが知られている (例えば、Bursell, 1964; Corbet, 1978; Corbet et al., 1979a; b; Kakutani et al., 1989; Muraoka and Watanabe, 1994)。おそらく、上述したチョウの吸う蜜濃度の地域による違いは地域ごとの平均湿度の違いに基づくものかもしれない。つまり、熱帯は降水量が多いため、また高山帯は気圧気温ともに低く飽和湿度に達しやすいため、このような地域の花蜜はチョウ媒花ハチ媒花を問わず全般的に薄い傾向にあるのかもしれない。

またモンシロチョウが吸蜜植物として利用している花は利用していない花よりも有意に糖濃度が高かった (表3-1, 2)。この結果はモンシロチョウが薄い蜜を選ぶ努力を全くしていないことを意味する。それどころか、一見モンシロチョウはより濃い蜜を好んでいるようにも受け取ることができる。

一方、そのような濃い蜜は実験条件下でモンシロチョウを水分不足に陥らせ (表3-4)、生存日数を縮めた (図3-1)。では、野外のモンシロチョウは高濃度の花蜜を吸いつつ、いかにして水分補給をしているのだろう。この疑問を解くため、2つの仮説をたてた。仮説1は、彼らは野外において何らかの方法で花蜜以外から水分を調達しているかもしれないというものである。例えば、雨水や露を直接飲んだり、それらで薄まった花蜜を飲んだり、水たまりなどの湿地に降りて

吸水するなどの方法が考えられる。まず、水たまりなどの湿地に降りて吸水する可能性について検討してみると、地面に降りての吸水行動は近縁のスジグロシロチョウ(*Pieris melete*)やエゾスジグロシロチョウの雄では頻繁に観察されるものの、両種の雌や本種においてはほとんど観察されておらず(江島, 1987; 著者の個人的観察)、本種の主要な水分補給法とは考えにくい。露を直接吸水している可能性について探ってみると、一般的に一日のうちで最も気温の低くなる日の出直前には相対湿度が最も高まるのでその時間帯に露が最も発生しやすいが、圃場では雨や曇りの日など湿度の高い日を除き、湿度の低い晴れた日には全く露を観察していない(著者の個人的観察)。しかし、雨の降った翌日に野外でチョウが訪花活動をするのはしばしば観察されるので、雨水を直接吸ったり雨で薄まった花蜜を雨が止んだ後に吸う可能性は非常に高い。したがって、雨または曇りの日には仮説1による水分補給法がうまく機能していると考えられることができる。

仮説2は、モンシロチョウは野外において非常に活発に活動するので、高濃度の蜜のみを吸い続けても、蜜中の糖분을代謝によって消費し代謝水と元々蜜に含まれていた水分を得ることで十分水分が供給できているのではないかとされている(図3-3)。この仮説は十分に検証できなかったが、2点においてその可能性が指摘された。つまり、恒温室内においてやや高濃度の蜜を吸わせ続けた場合、活動個体の方が不活動個体よりも水分不足に陥りにくく(図3-2)生存日数も長かった(表3-5)。また、恒温室活動個体群よりもさらに活動量が多いと考えられるアミ室活動個体群は、高濃度の蜜(50%以上)を吸蜜し続ける条件下で、他の2グループ:アミ室不活動個体群、恒温室活動個体群より有意に長生きできた。この事実は仮説2の可能性を示唆するが、実際には高濃度のしょ糖を吸い続けた個体は十分に長生きできなかった。その理由として、活動量を増やした実験個体群でさえも自由に飛び回る野外個体に比べると活動量はやはり少なかったため、仮説2による水分補給がスムーズにいかなかったのではないかと考えられる。

おそらく今回たてた2つの仮説は野外においてうまく調和して機能しているだ

ろう。つまり、曇りや雨の日には活動量が減って代謝水が期待できない代わりに、雨水を直接吸水したり薄まった花蜜から水分を補給できるのだろう(仮説1)。一方、晴れた日が続くと雨水などから直接水分を得る機会が減る代わりに、活動量の増加により高濃度の花蜜からだけでも十分量の水分が補給されるのだろう(仮説2)。

今回の実験では、モンシロチョウが水分不足に陥っているかどうかの指標として、水に浸した脱脂綿上にモンシロチョウの脚を乗せたときに自発的な口吻伸長反応が起こるかどうかを調べた。モンシロチョウの脚が水を感知する機構については、おそらく脚のふ節先端に接触化学受容器があるからだと考えられる。多くのチョウで脚の先端がしょ糖水に触れると口吻伸長反応が起こることが報告されている(Minnich, 1921; 1922a; b; Anderson, 1932)。

代謝水は、ミールワームやイガのような乾燥した環境に住む昆虫や(Wigglesworth, 1972)砂漠に住む動物にとって(Schmidt-Nielsen and Schmidt-Nielsen, 1951; 1952)重要な水である。本実験では代謝水が生命活動に必要な水として転用されていることを実証したわけではないが、活動量が多ければ多いほど高濃度の蜜からより多くの水を得ることができるらしいことが確認された。代謝速度を高めると体表や気門からの水分蒸発も必然的に増える。そのため代謝を増やしても利用可能な水を獲得できるかどうか疑問だとする意見もある(Wigglesworth, 1972)。しかし、アブラムシやバッタでは代謝の増加に伴う水分ロスの上昇は獲得される水分よりも十分に小さいことが分かっている(Bursell, 1970)。花蜜を成虫のエネルギー源とする他のチョウにとっても、花蜜の糖分解による代謝水の利用は重要な水分補給法なのかもしれない。

第4章 訪花採餌様式1……訪花パターンと訪花学習

1節 はじめに

採餌によるエネルギー確保は個体保持のため全ての動物が営む根源的な行動である。チョウの場合、この採餌活動は主に花に対する訪花行動として現れるが、効率的な採餌活動を営むことは、とりもなおさず配偶者探索や産卵など他の行動様式への時間とエネルギーの投資を増やし自らの繁殖成功度を高める上で重要な意味がある。そのため自然選択は採餌活動をより効率的な方向に押し進めたに違いない。本章と次章、次々章では、モンシロチョウの訪花採餌様式について述べていくが、本章では特に訪花学習性を効率的な採餌を営むための一能力として取り上げ、その解明に努める。

昆虫では訪花時に同所的に存在する複数種の吸蜜可能な花の中から一種だけを専門的に訪花する現象がしばしば観察される。これは訪花一貫性（visit consistency）、訪花定性（flower constancy）と呼ばれ、見つけた花を手当たり次第に訪花するランダム訪花（random visiting）より効率的な採餌法であるとされる。しかし、仮りに複数種の効率の良い花を同時に利用する能力があるならば、こちらの方が効率が良いに違いない。そこで、こうした訪花一貫性を示す昆虫には記憶能力や学習容量に限界があるのではないかとする考えが生まれた（Waser, 1983）。これは一度に複数種の効率の良い花を覚えたり、それらの採餌技術を使いこなしたりするだけの高度な学習能力は備わっていないのではないかとする仮説である。その場合、昆虫は現在利用している種の花での採餌効率が十分落ちない限り、仮に近くに別の効率の良い花種があったとしてもそれらには目もくれないことになる。一方、野外におけるマルハナバチの訪花観察例では、複数種の花を同時に訪花して蜜資源の動向を把握しつつ、ある時点では常に最も効率の良い花に対して頻繁に訪花するという訪花パターンが報告されている（Heinrich, 1976; 1979b）。

Waser (1986) は、この訪花パターンをlabile preferenceと呼んだが、この訪花パターンを採るには2種以上の訪花植物を同時に覚えなければならないだろうとされ、チョウにおいてはこの訪花パターンの存在を疑問視する研究者もいる（Lewis, 1989）。

チョウの訪花パターンにおける最近の研究は特に訪花一貫性があるかどうかといった観点から押し進められてきた（Lewis, 1986; 1989; Goulson and Cory, 1993）。モンシロチョウでは、花に降り立った後蜜源を見つけるまでの時間が試行錯誤により短くなる、つまり学習により採蜜技術が上達することが分かった（Lewis, 1986）。またエゾスジグロシロチョウでは、条件付けにより一種類の人工花に対して訪花一貫性が増す、つまり花の色を蜜源と関連づけて連合学習（associative learning）することが分かった（Goulson and Cory, 1993）。Lewis (1986) はまたさらに、2種類目の花で採餌技術の学習を積むと、すでに覚えていた1種類目の花での採餌技術を忘れてしまうことも発見した。これは、チョウの記憶容量に限界があり2つも3つも同時には覚えられないということを意味する。だからこそ一種の花のみを連続訪花することが、限られた能力の範囲内では最も効率的な訪花パターンなのであろうと彼女は主張した。

つまり、これらの研究はすべて、チョウは訪花学習を行いながら一貫的に訪花することで効率的な採餌を実現しているのだらうと述べている。しかし、これらの研究はチョウの訪花一貫性の一側面をとらえたにすぎず、具体的な一貫性の実態についてはよく分かっていない。また、一貫性を示す対象となっていた花が枯渇して別の花種への転換を余儀なくされた場合に、そのスイッチングをスムーズに起こす機構や、仮にチョウもlabile preferenceを示すことができるとした場合に、その訪花パターンを助長する能力があるかどうかについては全く何も研究されていない。

チョウが訪花吸蜜を行う過程は、一般に以下の2つのステップに分けられると考えられる。（1）飛翔中に蜜のある花を見つけてその花に降り立つ。（2）降

り立った後に花上で蜜源を探り当てる。これら2つのステップを効率的にこなすことによって、チョウは訪花採餌の効率を上昇させることができるだろう。しかし、チョウは第1ステップにおいて蜜を分泌する花と分泌しない花を区別できるのかどうか分かっていない。また、第2ステップの効率を上昇させるためにどのような行動をチョウは示しているのかも分かっていない。さらに、学習による訪花行動の効率化が実際の吸蜜効率上昇に結びついていることを定量的に実証した研究例はない。野外での訪花行動の観察から、チョウは完全な訪花一貫性を示すわけではなく、かなりの頻度で前に訪れた花とは別の種の花に訪花する (Lewis, 1989)。この訪花パターンは現象的にはlabile preferenceとよく似ているが、いったいチョウに一貫性よりもlabile preferenceを促進する特別の能力はあるのだろうか。

本章ではモンシロチョウの訪花パターンと訪花学習性について詳しく述べる。具体的にはまず、モンシロチョウが実際にとる訪花パターンが訪花一貫的なのかそれともランダム的なのかを明らかにする。次に、上述した訪花における2ステップ、つまり頭花へ降り立つ過程とその後に蜜源を探索する過程において学習性がいかに発揮されているかをヒメジョオンの花に訪花するモンシロチョウの行動を観察することで各ステップごとに明らかにする。さらに、実際に学習により処理速度と吸蜜効率が上昇することを定量的に示す。一方、モンシロチョウにどれだけの学習・記憶能力が存在するかを人工花を用いて明らかにする。考察では、今回発見される3つの学習能力がlabile preferenceを促進している可能性について検討する。

2 節 方法

本実験は京都大学農学部の野外アミ室で行った。幼虫の飼育、成虫の個体識別については第2章と同様である。以下に行ういくつかの実験では、モンシロチョウを大きく3つのグループに分けた。(1) 初訪花個体。これは羽化後数日間、

蜜源となる植物を全く入れていない野外アミ室に放し、1日1回餌としてしょ糖溶液を人工的に与えた個体である。(2) ヒメジョオン経験個体。これは羽化後数日間ヒメジョオン (*Erigeron annuus* (L.)) のみを蜜源として地面に直接植えてある野外アミ室に放し飼いにした個体である。(3) ヒメジョオン以外経験個体。これは羽化後数日間ヒメジョオン以外の植物を蜜源として地面に直接植えてある野外アミ室に放し飼いにした個体である。ヒメジョオン以外の植物とは具体的にムラサキカタバミ (*Oxalis martiana* Zucc.) またはイヌガラシ (*R. indica*) でヒメジョオンとは花の構造が大きく異なる。実験中モンシロチョウに長時間訪花に専念してもらうために、(2) と (3) の個体は実験直前の約2時間蜜源から隔離し空腹状態にしておいた。なお、この実験では雌雄の区別をせず3つのグループに振り分けた。

1. 訪花パターン

モンシロチョウの個体別訪花パターンを明らかにするため、羽化したばかりの12匹のモンシロチョウを6種類の吸蜜植物が混在するアミ室に1991年4月下旬から5月下旬にかけて導入した。観察は午前10時から午後1時まで、曇天や雨天でモンシロチョウの活動しなかった日を除きほとんど毎日行った。そして個体ごとに訪花した植物と訪花した時間を10秒単位で記録した。吸蜜植物は以下の6種である。地面に直植えしたハルジョオン (*Erigeron philadelphicus* L.)、鉢植えにしたキャベツ (*Brassica oleracea* L.)、ダイコン (*Raphanus sativus* L.)、アブラナ (*B. campestris* L.)、タンポポ (*Taraxacum japonicum* Koidz.)、レンゲ (*Astragalus sinicus* L.)。これらは全て毎日ランダムに配置した。開花中の花の数は、種によってまた日によって徐々に変化し、ハルジョオンは13~55頭花、キャベツは1~4花序、ダイコンは4~21花序、アブラナは0~36花序、タンポポは13~26頭花、そしてレンゲは30~51花序であった。

2. 訪花学習性

a) 蜜を分泌する花への訪花

訪花の第1ステップにおいて、モンシロチョウが蜜を分泌する花を選んで正確に訪花しているかどうか知るため、蜜を分泌していない頭花への訪花を便宜的に「ミス訪花」と呼ぶことにし、その頻度が訪花経験に伴ってどのように変化するかを調べた。ヒメジョオンの頭花は中央部の黄色い管状花と周辺部の白い舌状花からなり、管状花のみから蜜が分泌される。花をたくさんつけたヒメジョオン1株には様々な開花ステージの頭花が混在している。そして、一見開花中に見えるヒメジョオンの頭花はその色と形により大きく以下の3つのステージに分けることができる(図4-1)。(1)第1ステージ:白い舌状花が開き始めているが、管状花はまだ緑色で咲いていない。(2)第2ステージ:管状花が黄色くなって周辺から中央へ向けて咲き進む。(3)第3ステージ:管状花は全て咲き終わり黄褐色に変わるが、白い舌状花はまだ開いている。モンシロチョウは第2ステージの頭花へ訪花した時のみ蜜を得ることができる。従って、一見開花中に見えるが蜜を分泌していない第1、3ステージの頭花へ訪花し、口吻で蜜源探索行動を取った場合をミス訪花として、その頻度の訪花経験に伴う推移を調べた。

実験は野外アミ室において1991年6~7月及び1992年7~10月まで行った。実験中アミ室内のヒメジョオンの頭花は常に500花以上に保った。実験に用いたヒメジョオンは京都大学周辺に生えていたものを取ってきて使い、一部はアミ室内の地面に直植えし一部は鉢植えにしてアミ室内にランダムに配置した。モンシロチョウは初訪花個体、ヒメジョオン経験個体、またはヒメジョオン以外経験個体の3グループに分けられ、1匹ずつアミ室に入れてヒメジョオンへの訪花行動を観察した。1個体について連続して最大100訪花まで記録し、後に各10訪花ごとのミス訪花頻度の推移を3グループ間で比較した。

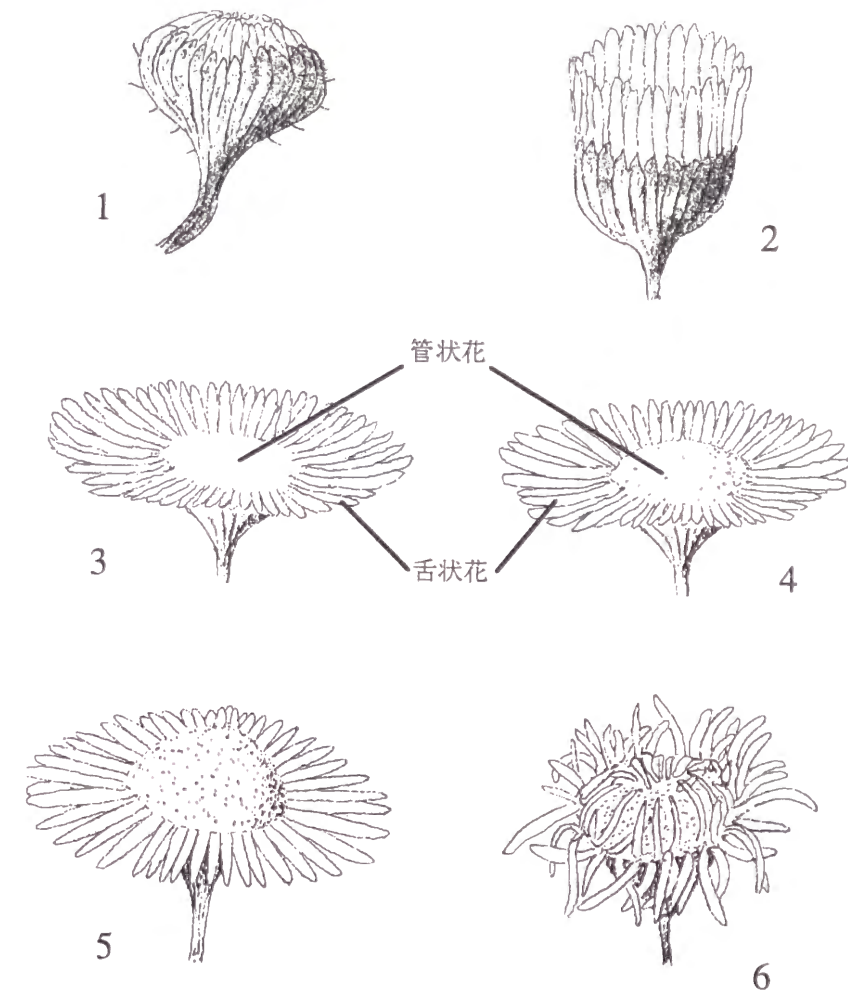


図4-1 ヒメジョオンの開花過程

舌状花は白色を維持し続けるが、管状花は開花ステージによって色が変わり、黄緑(3)から鮮黄色(4)、黄褐色(5)へと変化する。

b) 頭花上での蜜源の探索

訪花の第2ステップにおいて、モンシロチョウがヒメジョオンの頭花に降り立った後に効率的に蜜源を探し出すかどうかを知るため、モンシロチョウが口吻をのばして蜜源を探索中に蜜を分泌しない舌状花を口吻でつついてしまう行動を便宜的に「ミス探索」と呼ぶことにし、その頻度が訪花経験に伴ってどのように変化するかを調べた。ヒメジョオンの頭花において、蜜は中央部の管状花のみか

ら分泌される。従って、効率的に蜜を採集するためには管状花のみを口吻で探索すべきであるが、モンシロチョウはしばしば蜜を分泌しない周辺の舌状花を探索した。そこでこのミス探索行動の頻度が訪花経験を積むに従っていかに変化していくかを調べた。実験は、前実験と同様に野外アミ室中にあるヒメジョオンの花に1匹ずつチョウを訪花させてその訪花行動を観察した。そして、1個体につき最大40分間連続訪花させ、5分間ごとのミス探索回数を記録していった。通常1回のミス探索行動は5秒以内に終わったが、まれに5秒以上継続される場合が観察された。そうした場合、さらに5秒経過するごとにミス探索回数を1回ずつ増やした。モンシロチョウは前実験と同様、初訪花個体、ヒメジョオン経験個体、ヒメジョオン以外経験個体の3グループに分けられた。本実験は前実験と同時並行して行った。従って、実験期間及び条件は前実験と同等である。

c) 訪花滞在時間

効率的な訪花吸蜜は蜜を分泌する頭花への正確な訪花と頭花上での迅速な蜜源発見によってもたらされる。そして、効率よい吸蜜法の獲得は1頭花の処理滞在時間の短縮につながると考えられる。そこで、モンシロチョウの単位頭花当たり滞在時間が訪花経験を積むに従ってどのように変化するかを調べた。具体的には、モンシロチョウ1個体につきヒメジョオンの蜜を分泌する頭花を連続で最大100訪花させ、10花ごとの訪花滞在時間の推移を調べた。そして、前2つの実験同様3グループ間で比較した。実験期間及び実験条件は前実験と同様である。

d) 吸蜜量

本実験では、訪花経験によって実際の吸蜜効率が上昇するかどうかを、モンシロチョウの吸った蜜量を体重変化から割り出すことによって定量的に調べた。モンシロチョウの吸蜜量は、訪花吸蜜による見かけの体重増加にエネルギー代謝と体表からの水分蒸発による自然体重減少量を加えることによって算出した。まず、

訪花吸蜜による見かけの体重増加を測定するため、以下のような訪花実験を行った。実験に用いたモンシロチョウは、実験中に訪花に専念してもらうために実験前1日餌を与えず空腹状態にしておいた。まず、モンシロチョウの体重をアミ室に隣接する小屋内に設置された電子天秤を用いて測定した。測定中モンシロチョウに静止状態を保ってもらうため、モンシロチョウを測定直前に200mlプラスチックカップに閉じこめ二酸化炭素を吹きかけ一時的に麻痺させた。次に、体重を測り終え元気になったモンシロチョウをカップに入れて持ち運び、約500花のヒメジョオンが咲いているアミ室に放し5分間訪花に専念させた。その後再びモンシロチョウをカップに入れ小屋に持ち帰り、二酸化炭素で麻酔して体重を電子天秤で測った。以上の一連の操作は1回につき10～20分間かかった。モンシロチョウは初訪花個体とヒメジョオン経験個体の2グループを用い、1個体につき2回連続して一連の操作を行った。実験期間は1992年、7月及び9月であった。

次に、エネルギー代謝と体表からの水分蒸発による自然体重減少量の推定法について述べる。前述の訪花活動による見かけの体重増加の測定では、1回の測定に10～20分かかった。そのうち5分間の訪花時間を除く残りの時間中はモンシロチョウはおとなしくしているので、その間の自然体重減少率は静止個体のそれと等しいと見なすことができる。そこで、静止個体の自然体重減少率を以下の方法で測定した。モンシロチョウを200mlプラスチックカップに閉じこめ、常温全暗条件で1～5時間安置した。モンシロチョウは周辺が暗くなると常温でも全く動かなくなる。このようにしてしばらく静止状態を保ったモンシロチョウの体重をその前後で電子天秤を用いて測定し体重減少量を割り出した。そして、複数個体について同様の操作を行い平均体重減少率を算出し、この値をもとに訪花実験中の自然体重減少量を推定した。

以上のような方法でモンシロチョウの吸蜜量を推定したが、この数値は5分間の訪花活動中の自然体重減少分を含んでいないので現実の吸蜜量より若干過小評価気味であることをつけ加えておく必要がある。しかし、訪花活動中の体重減少

分は測定が困難なため、この数量をもってモンシロチョウの吸蜜量と見なすことにした。

3. 学習記憶能力

モンシロチョウが訪花一貫的に振る舞うためには、学習と記憶保持という高度な能力を必要とする。そこでモンシロチョウにどれだけの記憶容量と記憶保持能力があるかを調べるため、色紙で作った人工花を用いて2種類の実験を行った。これらの実験では、事前にモンシロチョウが生得的に選好する花色を調べて、青、黄、紫の3色が特に好まれることを確認した。その実験内容は次章にて詳述する。そこでこれらの色を用いて人工花を作り実験を行った。人工花は、単色で直径5cmの円盤状で、中央に直径0.5cmの穴をあけ、その下に濃度10%のしょ糖溶液を入れたエッペンドルフチューブを接着しモンシロチョウが吸蜜できるようにしてある。

最初に、直前まで訪花していた花色を記憶しその色に対する選好性を上昇させることができるかどうかを調べる実験を行った。まず、羽化後1、2日経過した訪花未経験個体を2グループに分けて別々のアミ室に放した。その後、一方に黄、もう一方に紫の人工花を4花ずつ入れ、地上20～120cmの高さにランダムに配置した。この状態で3日間1種類の花のみから吸蜜可能な状態にしておいた。そして、3日目の夜人工花をアミ室から取り除き、翌朝、青、黄、紫花を同時に見せどの花に訪花行動を示すかを調べる専攻実験を行った。その際、3種の花はそれぞれ2花ずつ全6花を正六角形の頂点に配置して針金で骨格を作り直径30cmの円状花序とし、アミ室内中央の地上60cmの高さに設置した。観察は1個体につき最高5訪花まで行い、どの色の花に訪花したかを記録した。位置による選好性の違いが仮に存在した場合に、位置効果が色の選好性に影響しないように1訪花ごとに花序を60度回転させた。また、選好実験中の学習を防ぐため、選好実験に使用した人工花には蜜を入れなかった。コントロールとして、初訪花の別個体群を用

いて青、黄、紫に対する生得的選好性を同様の方法で調べ、比較対照として用いた。この実験は、1995年6月に行った。実験期間中は、雨天などによりモンシロチョウが活動できなかった日は存在しなかった。

次に、より高度な学習、記憶保持能力がモンシロチョウに存在するかどうかを知るために、以下の実験を行った。まず羽化後1～2日経過した訪花未経験個体を前実験同様2グループに分け別々のアミ室に入れた。そして一方に黄、もう一方に青の人工花を4花ずつ導入し、3日間1種類の花のみから吸蜜可能な状態にしておいた。その後、それらの人工花を取り除いてすぐに紫花を両グループのアミ室に4花ずつ導入しさらに3日間その花のみから吸蜜可能な状態にしておいた。合計6日間の条件付けを終えた日の夜に紫花を取り除き、翌朝青、黄それぞれ3花ずつ全6花を正六角形の頂点に配置した直径30cmの円状花序をアミ室内に導入し、モンシロチョウがどちらの色に対して訪花行動をとるかを観察した。観察は1個体につき最高3訪花まで記録した。その他の実験方法については前実験と同様であった。この実験は1994年の10月と11月に行った。実験期間中は、雨天などによりモンシロチョウが活動できなかった日は存在しなかった。

3節 結果

1. 訪花パターン

アミ室内において、6種の吸蜜植物存在下でモンシロチョウは様々な訪花パターンを示した(図4-2)。1日における訪花パターンを見た場合、一部の個体は完全にまたはほとんど1種の花のみを利用した。この訪花パターンは完全な訪花一貫性の現れであると考えられる。しかし一方で、別の個体は1日のうちに数種の花を訪花した、その訪花割合も個体により異なった。つまり、同日においても個体により訪花パターンは異なった。また、同一個体でも日により訪花パターンは変化し、訪花一貫性を示す対象となる花が変わることもあった。

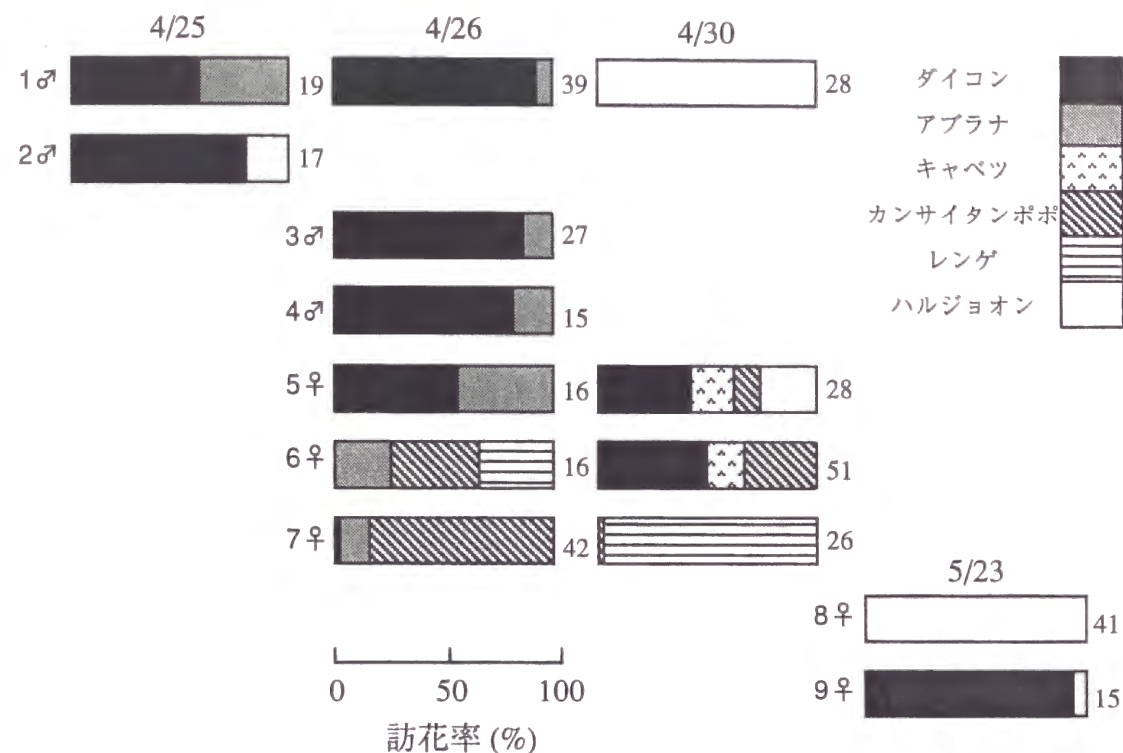


図4-2 アミ室における個体別にみた6種の訪花植物の利用頻度
各棒グラフの右横の数字は1日における観察個体の訪花時間(分)を示す。

2. 訪花学習性

a) 蜜を分泌する花への訪花

多数の頭花が咲くヒメジョオンの株上には一見開花中であるように見えるが蜜を分泌していないステージの頭花が多く混在する。ヒメジョオン経験個体は蜜を分泌していない頭花に訪花するという「ミス訪花」の頻度が最初から低かった(図4-3)。一方、初訪花個体は最初ミス訪花頻度がヒメジョオン経験個体よりも有意に多く(Scheffe's F; $p < 0.05$)、訪花経験を積むに従って徐々に減少していった。ヒメジョオン以外経験個体のミス訪花頻度はヒメジョオンへの訪花当初において初訪花個体とヒメジョオン経験個体の中間的値を示し、訪花経験を積むに従って両者の中間的値を示しつつ減少していった。3グループのミス訪花頻度は累積訪花数が50~60花に達した時点でほぼ等しくなり、それ以降安定して低い値を保つ

た。以上、モンシロチョウは訪花の第1ステップにおいて学習経験を積むことでミス訪花頻度を減らし、より効率的な採餌が可能になった。

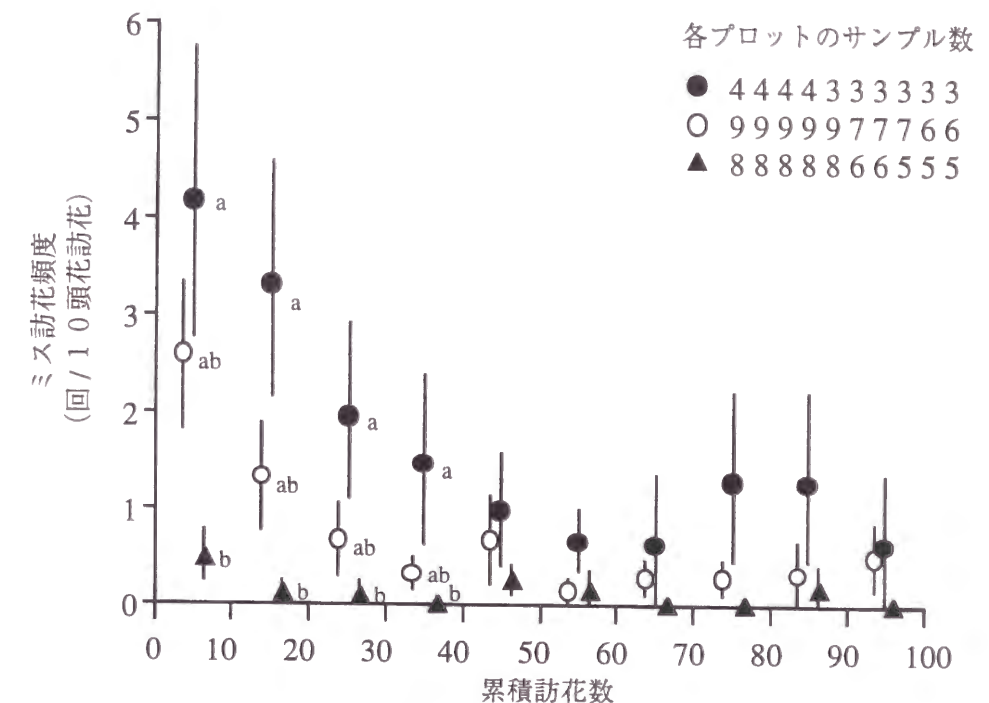


図4-3 ミス訪花頻度の訪花経験に伴う推移

●:未経験個体、○:ヒメジョオン以外経験個体、▲:経験個体。
各10訪花区間において異なる文字の付いた平均値間に有意差あり
(Scheffe's F; $p < 0.05$)。

b) 頭花上での蜜源の探索

ヒメジョオンの頭花は蜜を分泌する中央部の管状花と蜜を分泌しない周辺部の舌状花によって構成される。ヒメジョオン経験個体は、舌状花花弁を口吻で探索するという「ミス探索」の頻度が最初から低く抑えられていた(図4-4)。一方、初訪花個体は最初ミス探索の頻度がヒメジョオン経験個体よりも有意に多かったが(Scheffe's F; $p < 0.05$)、訪花経験を積むに従って徐々に減少していった。ヒメジョオン以外経験個体のミス探索頻度はヒメジョオンへの訪花当初において初訪花個体とヒメジョオン経験個体の中間的値を示し、訪花経験を積むに従って両者の中間的値を示しつつ減少していった。3グループのミス探索頻度は累積訪花時

間が35~40分に達した時点でほぼ等しくなった。以上、モンシロチョウは訪花の第2ステップにおいても学習経験を積むことでミス探索頻度を減らし、より効率的な採餌が可能になった。

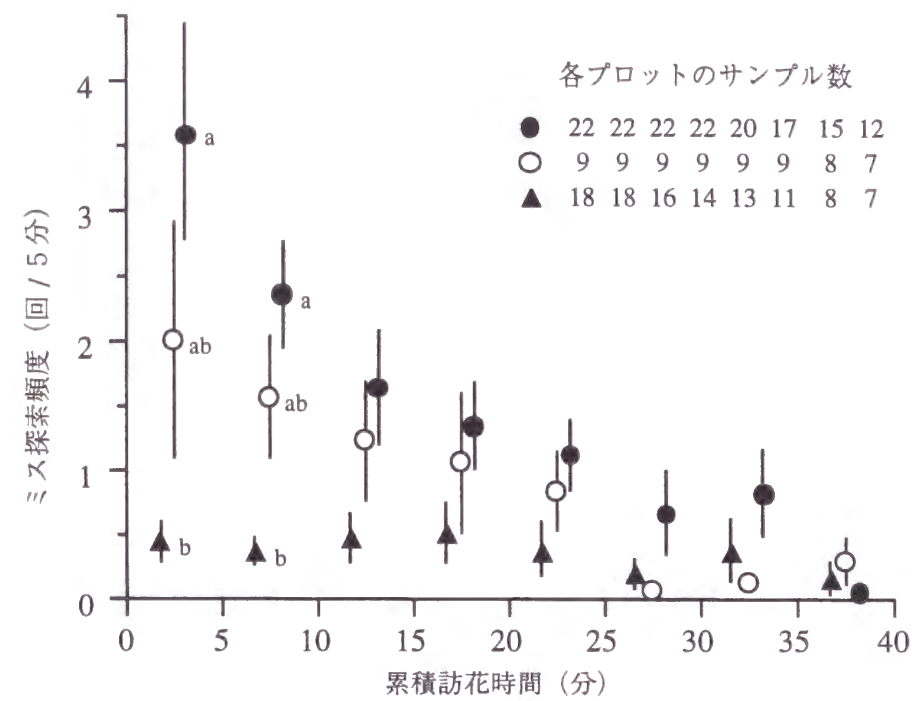


図 4-4 口吻によるミス探索頻度の訪花経験に伴う推移
●:未経験个体、○:ヒメジョオン以外経験个体、▲:経験个体。
各 5 分毎に異なる文字の付いた平均値間に有意差有り (Scheffe's F; $p<0.05$)。

c) 訪花滞在時間

ヒメジョオン経験个体の10頭花あたり訪花滞在時間は最初約 8 分で、訪花経験に伴う時間の短縮はあまり見られなかった (図4-5)。一方、初訪花个体のそれは最初約18分でヒメジョオン経験个体よりも有意に長かったが (Scheffe's F; $p<0.05$)、訪花経験を積むに従い徐々に短くなっていった。ヒメジョオン以外経験个体の訪花滞在時間はヒメジョオンへの訪花当初において初訪花个体とヒメジョオン経験个体の中間的値を示し、訪花経験を積むに従って両者の中間的値を示しつつ短縮されていった。3 グループの訪花滞在時間は累積訪花数が30花に達した時点ではほぼ等しくなった。

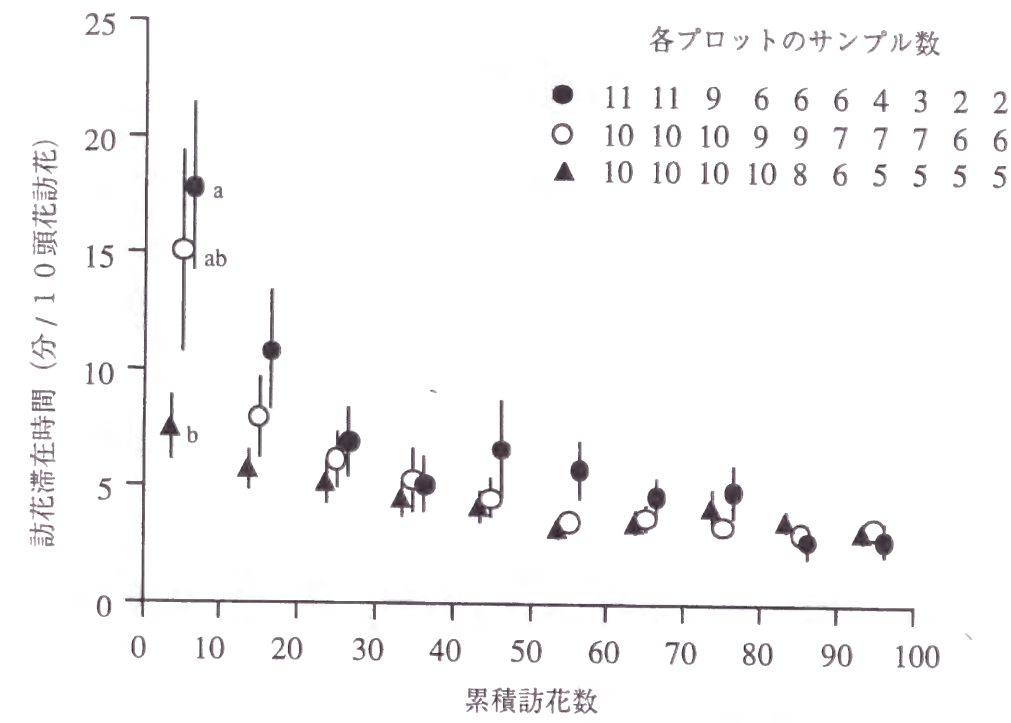


図 4-5 単位頭花あたり訪花滞在時間の訪花経験に伴う推移
●:未経験个体、○:ヒメジョオン以外経験个体、▲:経験个体。
各 10 訪花区間において異なる文字の付いた平均値間に有意差有り (Scheffe's F; $p<0.05$)。

d) 吸蜜量

静止个体の平均自然体重減少率は、 $0.0438 \pm 0.0026 \text{ mg} / 5 \text{ min.}$ ($n=35$, mean \pm S.E.) と算出された。そこでこの値を実験中の自然体重減少率と仮定して自然体重減少量を推定し、吸蜜活動による見かけの体重増加量に推定自然体重減少量を足したものをモンシロチョウの吸蜜量と見なした。初訪花个体の単位時間当たり吸蜜量はヒメジョオン経験个体のそれよりも有意に少なかった (表4-1; Mann-Whitney U-test; $p=0.0084$)。この差は学習効果によるものと考えられる。

表 4-1 ヒメジョオンに 5 分間訪花した場合に得られる蜜量のヒメジョオン未経験个体、経験个体間比較

2 グループ間で有意差あり (Mann-Whitney U test: $p=0.0084$)。

	mean (mg / 5 min.)	S.E.	n
未経験	0.388	0.049	10 (5 个体)
経験	0.746	0.099	12 (6 个体)

3. 学習記憶能力

第 1 の実験として、モンシロチョウが直前まで訪花していた花を記憶しているかどうかを調べた (表 4-2)。3 日間黄花のみで訪花経験を積んだ个体は黄、紫、青の 3 花選択実験において初訪花个体よりも有意に黄花に対する訪花頻度を上昇させた (2 group χ^2 test: $\chi^2=15.84$, $p<0.001$)。また、3 日間紫花のみで訪花経験を積んだ个体は初訪花个体よりも有意に紫花に対する訪花頻度を上昇させた (2 group χ^2 test: $\chi^2=14.62$, $p<0.001$)。これは、モンシロチョウは直前まで訪花していた花を覚え、同種の花に訪花しようとする傾向があることを意味する。つまり、モンシロチョウには少なくとも 1 種の花を記憶する能力がある。

表 4-2 訪花経験 (1 色) にともなう訪花選好性の変化

モンシロは経験した色に対して訪花頻度を上昇させた ((a)vs(b): $\chi^2=15.84$, $p<0.001$. (a)vs(c): $\chi^2=14.62$, $p<0.001$)。

		訪花率		
		黄	紫	青
(a) 初訪花	n	75	68	16
	%	47.2	42.8	10.1
(b) 黄 3 日経験	n	85	27	8
	%	70.8	22.5	6.7
(c) 紫 3 日経験	n	25	56	2
	%	30.1	67.5	2.4

なお、雄雌間でこの学習記憶能力に差異があるかどうかを確認した (表 4-3)。その結果、3 日間黄花のみで訪花経験を積んだ个体においても (2 group χ^2 test: $\chi^2=0.037$, $p=0.848$) 3 日間紫花のみで訪花経験を積んだ个体においても (2 group χ^2 test: $\chi^2=0.378$, $p=0.539$) 雄雌間で有意な差は認められなかった。

表 4-3 雌雄別に見た訪花経験 (1 色) にともなう訪花選好性の変化
データは表 4-2 (b)(c)より引用した。

		(b) 黄 3 日経験		(c) 紫 3 日経験	
		黄	他 2 色	紫	他 2 色
雄	n	30	13	18	10
	%	69.8	30.2	64.3	35.7
雌	n	55	22	39	16
	%	71.4	28.6	70.9	29.1
		$\chi^2=0.037$, $p=0.848$		$\chi^2=0.378$, $p=0.539$	

第 2 の実験として、2 種目の花を訪花経験後も 1 種目の花を記憶しているかどうか調べた (表 4-4)。黄花を 3 日間訪花経験したのちに紫花を 3 日間訪花経験した个体は、青花よりも黄花に対してより高い頻度で訪花行動を示した (1 group χ^2 test: $\chi^2=20.17$, $p=0.0001$)。一方、青花を 3 日間訪花経験したのちに紫花を 3 日間訪花経験した个体は、黄花よりも青花に対してより高い頻度で訪花行動を示した (1 group χ^2 test: $\chi^2=20.25$, $p=0.0001$)。これは、モンシロチョウは 2 種目の花を学習後も 1 種目の花を記憶保持し続けその記憶保持期間は 3 日以上に及ぶことを意味する。

表 4-4 訪花経験（2色）にともなう訪花選好性の変化

		訪 花 率		1-group χ^2 test
		黄	青	
黄 3 日→紫 3 日	n	23	1	p=0.0001
	%	95.8	4.2	
青 3 日→紫 3 日	n	14	50	p=0.0001
	%	21.9	78.1	

4 節 考察

モンシロチョウのヒメジョオンへの訪花吸蜜過程は（1）蜜を分泌する頭花への訪花、（2）頭花上での蜜源の発見、という2ステップに分けることができる。まず第1ステップにおいて、モンシロチョウは最初蜜を分泌する頭花としない頭花を区別せず訪花したが、訪花経験を積むに従い2者を区別し蜜を分泌する頭花をより頻繁に訪花するようになった（図4-3）。これは、おそらく学習によってモンシロチョウが2種の頭花の微妙な色の違いを識別することができるようになったためと考えられる。ヒメジョオンの頭花は、開花中の管状花のみが蜜を分泌するが、その時の管状花は鮮やかな黄色をしている。一方、開花前のつぼみは黄緑色、開花後は黄褐色である（図4-1）。その間舌状花は常に白い花弁を開いたままだが、モンシロチョウはこの管状花の開花ステージによる色の違いを識別しているのだろう。

次に第2ステップにおいて、モンシロチョウは頭花上で最初蜜を分泌しない舌状花花弁を頻繁に口吻で探索したが、学習によりその頻度は減り正確に蜜源である管状花を探索するようになった（図4-4）。この現象はLewis (1986) の示した、花に降り立った後、蜜源発見までの時間が学習により短縮するという現象に類似

している。このように、モンシロチョウは蜜を分泌する頭花に正確に訪花することを学習し、かつ頭花上で蜜源を正確に探索することを学習することによって、単位頭花あたり処理滞在時間を短縮し（図4-5）、吸蜜効率を上げているのであろう（表4-1）。

さらに、ミス訪花（図4-3）ミス探索（図4-4）を調べた実験では、ヒメジョオン以外訪花経験個体は初訪花個体に比べ、最初からミス訪花やミス探索をする頻度が少ない傾向にあった（しかしサンプル数が少ないため有意差はでていない）。これは複数の花を経験することによって、花の中央部や蜜標周辺に蜜源があるといったような自然の花に普遍的な花の構造をイメージできるようになったためと考えられる。おそらくチョウはこのようにしてできあがった花のイメージを新しく訪花する花種に対して適用することで、最初からかなり適応的な訪花採蜜行動をとることができるのだろう。ここではこのチョウの能力を「学習の応用性」と呼ぶことにする。これは、動物心理学の分野でサルなどの脊椎動物を用いて調べられている「学習セット」と呼ばれる現象に酷似している（Harlow, 1949; Mackintosh, 1974; Macphail, 1982を参照）。この能力がモンシロチョウで実証されれば、無脊椎動物で初めての例となる。

また、人工花を用いた学習記憶能力を測定する実験では、モンシロチョウは採餌に好適な花を2種以上3日以上記憶保持することができた（表4-4）。ここでは、その能力を「複数花記憶」「長期記憶保持」と呼ぶことにする。Lewis (1986) は、チョウには記憶能力の限界(memory constraints)があることを示した。これは、2種目の花で訪花採餌学習を行うと、記憶干渉により1種目の花での採餌法を忘れてしまうというものである。しかし、今回の実験ではモンシロチョウは2種の花色を同時に記憶することができた。おそらく採餌法の学習は花色の学習よりも記憶量を多く必要とするのであろう。そのため花色の学習は複数花を同時記憶しても記憶干渉がおこらないのではないかと考えられる。

今回の実験では、チョウの3つの学習能力「学習の応用性」「複数花記憶」

「長期記憶保持」について明らかにした。これら3つの能力は、チョウが野外で花間スイッチングを容易にしlabile preferenceを促進する上で大きな力を発揮すると考えられる。今までのところ、チョウにlabile preferenceが存在するという報告例はない。がしかし、アミ室における訪花行動の観察では、一貫的訪花パターン以外に一見ランダム訪花と区別のつかない複数花同時訪花パターンも観察された(図4-2)。この訪花パターンがlabile preferenceであると断定するには早計であるが、モンシロチョウに今回発見された3つの能力がある以上、labile preferenceが存在する可能性も十分に考えられる。モンシロチョウは野外において、周囲の蜜資源の分布状態に対応して訪花一貫性とlabile preferenceという2種類の訪花パターンを臨機応変に使い分けているのかもしれない。

今回の実験は、学習能力の雌雄差については基本的にないものと仮定して進めてきた。この問題については次章において実験的に確認を行う。

第5章 訪花採餌様式2……花の色パターンに対する訪花行動

1節 はじめに

動物の行動は、大きく生得的行動と学習に基づく行動の2つに分けることができる。生得的行動とは、最初に発現する段階ですでに完全な形で現れる行動で、その後の経験によりほとんど変化しない要素、性向であると考えられ(Papaj, 1993)、学習に基づく行動とは、経験を積むことによって個体が適応的な方向へ行動を変化させること、または変化した行動であると定義される(Papaj and Prokopy, 1989)。訪花行動もまたこの2つが組み合わさって形成されることが考えられる。昆虫の訪花行動についてかつて多くの研究がなされ、最近の研究は特にその学習性の解明に焦点が絞られてきた(Papaj and Prokopy, 1989; Papaj and Lewis, 1993を参照)。ところが、訪花行動を生得と学習の両面で分析し両者のつながりと相互作用について明らかにした研究例はほとんどない(Dukas and Real, 1991; Kelber, 1996)。

一方、大多数の虫媒花は蜜標または蜜導(nectar guide, floral guide)と呼ばれる部位を花上に持つ(例えば、Scora, 1964; Tanaka, 1982; Penny, 1983; Lunau and Maier, 1995)。蜜標は花冠の他の部位とは異なった色彩をしており、その多くが昆虫の可視領域においてよく目立つ色彩をしており(例えば、Daumer, 1958; Tanaka, 1982; Penny, 1983)昆虫を蜜腺へと導く役割をしていると考えられてきた。

蜜標に対する訪花行動は、完全に昆虫の生得的行動のみによって記述されてきた。例えば、ミツバチの訪花未経験個体は花上の蜜標とその周辺の色の変り目に到達した瞬間に口吻を伸長させる(Daumer, 1958)。またマルハナバチの訪花未経験個体は花上の蜜標部位に対して飛翔接近しつつ触角で接触するといった具合である。このような蜜標に対する訪花行動の記述は、そのほとんどが社会性ハナバチに限られている(Daumer, 1958; Lunau, 1990; 1991; 1992; ただし、Lunau,

1988; Knoll, 1922; 1924を参照)。つまり、同じ訪花者としてのチョウが蜜標に対しどのような生得的訪花行動をとるかは全く知られていない。さらに、前述のごとく蜜標に対する訪花行動もまた生得と学習によって形成されてしかるべきであるが、今のところまだ蜜標に対しどのように学習がおこるかについては全く分かっていない。訪花学習における研究が著しい進歩を遂げている現在、この事実は一見不思議に思えるが、その理由は訪花学習が蜜標と関連づけられることなく訪花行動全体の中の一特質として捉えられてきたことに一因があると考えられる。例えば、Lewis (1986) はチョウにおいて花に降り立ってから蜜腺に口吻を突っ込むまでの時間、すなわち「蜜源発見速度」が試行錯誤を繰り返すうちに学習によって短縮されるという事実を発見した。しかし、この学習が蜜標と蜜腺の連合学習なのか、それとも花冠上での蜜腺の位置学習なのかについて踏み込んだ実証研究をしていない。

最後に、蜜標は昆虫—虫媒花間共進化の産物であると考えられている。送粉者としての昆虫は、蜜標の存在により蜜源を正確にすばやく見つけだすことができるので、蜜標は昆虫にとって有益である。一方、蜜標を持つ植物にはどのような利益がもたらされるのだろうか。1つの仮説として、蜜源周囲に蜜標と雄雌蕊をセットで配置することで訪花者の雄雌蕊への接触と送粉を確実にする働きがあると考えられている (Kevan and Baker, 1983)。今回この仮説とは別に、植物が蜜標を持つ利益について新たな仮説を提起する。それは、蜜標は昆虫の採餌効果を高めることができるので、昆虫は蜜標を持つ花を選択的に訪花するのではないかという仮説である。

この章では、以上のような背景をふまえ、チョウの訪花行動を形成する上での生得と学習のかかわり合いについて解明していく。この章は大きく2つのテーマに分ける。第1テーマはチョウの花色の選好性に対する生得と学習について取り扱う。ここでは色に対する生得的選好性が季節によって異なり、それが学習形成にも影響を及ぼすことを示す。一方、野外における植物の花色の比率の季節変化

とアブラナ科植物の花色を集計する。考察ではこれら植物の花に関するデータをもとに、モンシロチョウの選好性の季節的変異について適応的解釈を試みる。第2テーマでは、人工蜜標に対するチョウの行動パターンを生得と学習に分けて観察する。そして、蜜標に対する訪花行動が生得的口吻伸長反応とその後の蜜標—蜜源連合学習によって形成されることを示す。これは蜜標に対する訪花学習の直接的な実証例としてははじめての研究であると思われる。考察では昆虫の学習と訪花一貫性が虫媒花の蜜標進化に一役を担っていることを強く示唆する。

2 節 方法

1. 花色に対する選好性

a) 生得的選好性

モンシロチョウが訪花行動を示す花色として、どのような色を生得的に選好するか、またその選好性は季節により変化するかどうかを調べる実験を野外アミ室で人工花を用いて行った。まず、野外でモンシロチョウが訪花植物として利用する花の色の代表として、赤、青、黄、白、紫、桃の6色を取り上げ、それぞれ市販の色紙で人工花を作った。参考のため、これら6色の光波長反射パターンを自記分光光度計 (島津、UV-240) を用いて調べておいた (図5-1)。人工花は前章の訪花学習実験で用いたものと全く同じ構造をしている。すなわち、直径5cmの円盤で単色、中央に直径0.5cmの穴を開け、そこからモンシロチョウがしよ糖溶液を吸蜜できるようになっている。ただし今回の実験は生得的選好性を調べることが目的であるため、人工花にしよ糖溶液を入れたエッペンドルフを装着していない。これら6色、計6花を正六角形の頂点に配置した直径30cmの円状花序とし、各花を針金で支え花序の中央で束ね、茎の役割をするさらに太いスチール棒へと連結して、アミ室中央の地上60cmの高さに人工花序を設置した。

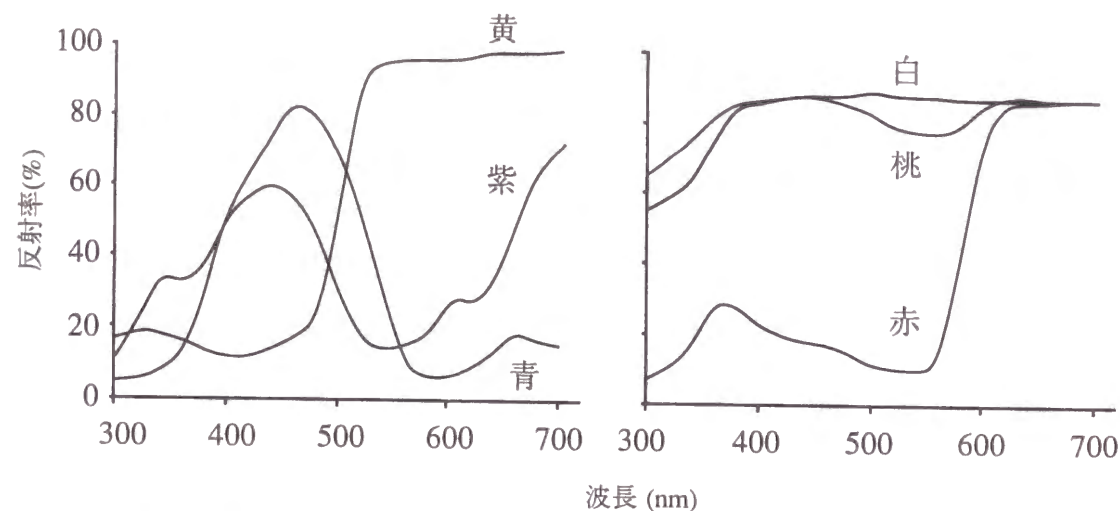


図5-1 実験に用いた色紙の光波長反射パターン

測定には島津自記分光光度計UV-240（光源：50Wハロゲンランプと重水素ランプの自動切替。白(全反射)の基準：BaSO₄。測光方式：ダブルビーム、ダイレクト・レイシオ方式）を用いた。

モンシロチョウは、京都大学農学部周辺のキャベツ畑で幼虫を採集し、圃場小屋にて自然日長自然温度下で飼育し、羽化後1～4日経過した訪花未経験個体を用いた。実験の効率を高めるため、モンシロチョウは羽化後直ちに前翅表と後翅裏の2カ所に油性ペンで個体識別番号を書き、前翅長を測定記録後、三角紙に入れて15℃恒温室で活動を抑制し、羽化個体が合計30匹以上になってからアミ室に一斉に放し、個体ごとに6色の花のうちどの花に対して訪花行動を示したかを記録していった。ここで訪花行動とは花に降り立った後口吻伸長行動をとった場合をさし、着花のみまたは飛翔接近して前脚で触れたのみの行動はカウントしなかった。各個体について5訪花まで記録し、終了した個体から随時三角紙に回収した。さらに、1訪花ごとに花序を60度回転させ、位置による選好性がもしあった場合にその影響が出ないように配慮した。この実験は1994年10月～1996年10月にかけて随時行った。

生得的選好性に季節的変異があるかどうか調べるために、集めたデータを春～初夏と秋の大きく2つの時期に分けて解析を行った。つまり、春～初夏にかけて

は2年分、秋については3年分のデータを集計したことになる。モンシロチョウは日本の平地で7～8月の真夏に個体数を激減させる夏季没姿現象を示す（江島，1987）。そのため真夏は個体数を確保しにくく季節的選好性を調べる上での2分化は解析上の一手段として有効であると思われる。

b) 学習による選好性の変化

生得的選好性の変化がその後の条件付けによる学習の効果にどのような影響を及ぼすかを調べる実験を行った。この実験では、前述の実験(a)の結果に基づき、生得的に花色として好まれその選好性に季節変異の見られる青と黄の人工花を用いた。まず、条件付けとして、羽化後1～3日経過した訪花未経験個体をアミ室に放し、青花のみ4花入れてしょ糖溶液を吸蜜可能な状態にしておき、3日間青花に対して訪花経験を積ませた。3日後の夜、全ての青花をアミ室から取り除き、翌日の午前中に青花3花、黄花3花を前述の方法で交互配列した円状花序を、アミ室中央の地上から高さ60cmの位置に設置し、モンシロチョウがどちらの花の色に対し訪花行動をとるかを観察した。各個体に最大で5回の訪花を行わせ、1訪花ごとに花序を60度回転させることで位置効果が花色選好性に及ぼす影響を取り除いた。なお、2色選好実験中の新たな学習を防ぐため、円状花序の各人工花には蜜を入れていない。この実験は、1994年9月と1995年6月の2回行い、季節による学習効果を比較した。なおコントロールとして、1995、1996年4～6月と1994～1996年9、10月に訪花未経験個体の黄、青2色間選好性についても同様の方法で調べた。

c) 野外植物の花色の季節変化

モンシロチョウが花色に対する生得的選好性を季節的に変化させた場合、その適応的意義を説明するための1仮説として、モンシロチョウは野外に咲く花全体の色構成の季節変化にあわせてその生得的選好性を変化させていると考えること

ができる。そこで、野外に咲く花の色構成の季節変化を植物図鑑を用いて集計した。今回調べる対象とした植物は、モンシロチョウが野外で吸蜜源として利用可能な草本に限定した。実際にモンシロチョウが野外で吸蜜に利用する花には草本以外に、木本、園芸植物、作物の花も多く含まれるので、厳密な意味において今回の集計は不十分といえる。しかし、園芸植物や作物はその栽培頻度を推定しにくいこと、木本の花は草本の花に比べるとモンシロチョウの蜜源としての依存頻度が種数的に非常に低いことから（例えば、田中, 1959; 江島, 1983）、今回は草本のみを対象に図鑑に記載されている種を網羅的に集計するという手法を採用した。

集計には『山溪ハンディ図鑑 1 野に咲く花』（林・平野, 1990）と『日本野生植物』（佐竹ら, 1982）の2種類の図鑑を用いた。まず、前者の図鑑に記載されていた1000種余りの草本のうち、モンシロチョウが野外において利用不可能であると思われる条件を持った種を削除した。その条件は、1.風媒花（イネ科、カヤツリグサ科など単子葉類の大半）、2.山地や林内に生える植物、3.池や沼に生える水生植物、4.緑や褐色が目立たない花をつける植物、5.頻度がまれな植物、である。さらに、研究に用いた京都市周辺のモンシロチョウ個体群が利用していないと考えられる植物として、6.京都または近畿地方に分布しない植物、7.海岸のみに分布する植物、も集計から除外した。このようにして絞り込まれた全372種の草本のそれぞれについて、花色と開花時期、及びバイオマスを記録し統計に用いた。

花色については、キク科植物や他の蜜標を持つ花のように花冠の周辺部と中心部で色が異なる場合には周辺部の色を用いた。花色は図鑑の記載に従い、白、紫、青、紅、黄、青紫、紅紫、橙の8色に分けられた。その際白花は純白の花のみをさし、「淡青紫」「黄を帯びる」といった白と他の色が混ざって発現する色については他の色を採用した。また種内変異として花色を複数持つ種は、記載されている全ての花色に以下に示すその種のバイオマス評価点を均等に分配した。

植物種ごとのバイオマスによって蜜源としての利用頻度に差が生じることが予想されるので、そのバイオマスを点数化し相対評価した。つまり、最も高い頻度で存在する種に3点、比較的高い頻度で存在する種に2点、普通に存在する種に1点、まれな種に0点の評価点をつけた。この評価は図鑑中の種ごとの説明文に基づき以下の要領でつけた。3点：「最も普通」「きわめて多い」「いたるところに普通」「ごくありふれた」という文句がつけられている種。2点：「普通」「多い」「群生」「いたるところ」「よく見る」「ありふれた」「どこにでも見られる」という文句がつけられている種。1点：説明文に頻度を示す文句がつけられていない種。0点：「まれ」「少ない」などの文句が入っている種。

その後、各花色について植物種ごとのバイオマス評価点を合計し、月単位で集計した。最後に、8色の花色を白、黄系、青紫系、赤系の4色に成分分割・統合してその花色構成の季節変化も調べた。その際、以下の要領で成分分割と統合を行った。白=白、黄系=黄+1/2橙、青紫系=紫+青+青紫+1/2紅紫、赤系=紅+1/2紅紫+1/2橙。

d) アブラナ科植物の花色

モンシロチョウの花色に対する生得的選好性の季節変化を説明するためのもう1つの仮説として、モンシロチョウが利用するアブラナ科植物が主に黄色い花を春から初夏に多く咲かせるためではないかと考えた。そこで、モンシロチョウが利用する主なアブラナ科植物（栽培植物と野生植物）22種の花の色、開花時期を5種類の資料をもとに調べた。資料は、『日本の昆虫⑥モンシロチョウチョウ』（江島, 1987）、『原色日本蝶類生態図鑑（1）』（福田ら, 1982）、『検索入門チョウ』（渡辺, 1991）、『原色日本蝶類図鑑』（白水ら, 1987）、『原色日本蝶類幼虫大図鑑』（白水・原, 1960）である。モンシロチョウの食草としての利用頻度が高ければ、その花の蜜源としての利用頻度も高まると予想される。食草としての利用頻度の相対評価を行い食草ごとに評価点を付けた。評価点はまず各資

料ごとに5種類の資料の合計点をその種の利用頻度点とした。その際、最もよく利用すると書かれた種には3点、よく利用すると書かれた種には2点、記載のみにとどまっている種には1点を与えた。さらに花色ごとの集計に際しては、上述c)と同様の方法を用いた。そして、利用頻度を考慮に入れた場合と入れない場合の2通りの方法で計算した。

2. 人工蜜標に対する訪花行動

以下の実験では、「普通花」と「蜜標花」の2種の人工花が用いられた(図5-2)。普通花は、前章及び本章で以前使用したものと同じ型で、直径5cm、単色円盤状で中央に直径0.5cmの吸蜜穴があいている。蜜標花は吸蜜穴の周囲に直径1cmの花冠とは色の異なるスポットを設けたもので、その他の構造は普通花と共通である。一部の実験では、吸蜜穴の下に糖濃度20%のしょ糖溶液の入ったエッペンドルフを接着し、モンシロチョウが人工花から吸蜜可能な状態にしておいた。

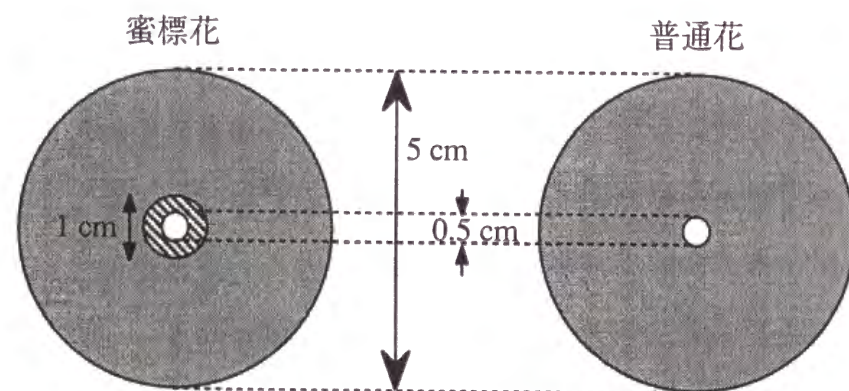


図5-2 普通花と蜜標花の花の構造

モンシロが吸蜜するための穴が中央にあいている。蜜標花はその穴の周囲に花冠とは色の異なるスポットを持つ。

花色として、青、黄、赤の3色を用いた。それぞれの色の光波長反射パターンは図5-1の通りである。多くの昆虫は赤色を認識できないが、モンシロチョウと同属の *Pieris brassicae* は赤色に反応する光受容器を持つこと (Lunau and Maier, 1995)、*P. napi* は青と赤の区別ができることから (Goulson and Cory, 1993)、モンシロチョウも赤色を認識できると考えて間違いないと思われる。

a) 花の色とタイプの生得的選好性

以降の実験で用いる普通花と蜜標花の間に生得的選好性の違いがないことを確認する実験を行った。普通花として青花と赤花、蜜標花として青中赤花(青花の真ん中に赤いスポット)と赤中青花(赤花の真ん中に青いスポット)の計4花を正方形の頂点に配置した直径30cmの円状花序をアミ室中央の地上60cmの高さに設置した。そこへ羽化後1~2日経過した訪花未経験個体を39匹導入した。これらの個体には実験まで全く餌を与えていない。そして、生得的選好性の指標として、各個体ごとに第1訪花のみどの花に対して行われたかを記録していった。ここで訪花とは花に降り立った後口吻伸長反応を示した場合についてのみ訪花と見なした。花の位置による効果をなくすため1訪花ごとに花序を90度回転させ、訪花記録を終えた個体から三角紙にしまい込んだ。この実験は、1995年10月と1996年9月の昼前後に行われた。実験中は晴天であった。

b) 生得的訪花行動と短時間の変化

青花(普通花)と青中赤花(蜜標花)を用いて、蜜標の有無による訪花行動の違いを訪花未経験個体を用いて観察した。そして、モンシロチョウが人工花を訪花中に示す2種類の行動について調査した。1つは「蜜源発見失敗訪花」の頻度で、失敗訪花とは人工花に着花して口吻を伸長し花上で蜜源探索行動をとるものの蜜源を発見できずあきらめて飛び去る試行を示す。逆に着花後蜜源を発見し吸蜜できた試行を「蜜源発見成功訪花」と呼ぶことにする。もう1つは「蜜源発見

時間」で、蜜源発見成功訪花においてチョウが着花してから蜜源を口吻で探し当てるまでの時間をさす。

1回の観察では、1または2匹の羽化後1～2日経過した全くエサを与えていない個体をアミ室に放し、そこへ青花2花または青中赤花2花を入れて地上60cmの高さに設置した。実験中チョウに連続して訪花行動をとらせるために、成功訪花時にはチョウに5秒間吸蜜させた時点で人工花から手で追い払った。これにより1回の訪花でチョウは満足することなく短時間に多数の訪花記録を取ることができるようになった。個体の観察はどちらかの花タイプで最大20回の成功訪花を終了した時点で終えた。青花に対する訪花実験と青中赤花に対する訪花実験はそれぞれ計45匹と47匹のモンシロチョウを用い、互いに隣接するアミ室で同期間中に交互に行われた。実験期間は1995年10月と11月であった。

c) 訪花経験個体による花タイプの選好

花タイプによって学習後の訪花一貫性の強さに違いがあるかどうかを調べるために2種類の実験を行った。条件付けは2種類の実験に共通している。まず訪花未経験個体を2グループに分けて別々のアミ室に放し、一方は青花、もう一方は青中赤花のみ入れて吸蜜可能な状態で3日間訪花経験を積ませた。そして3日目の夜に人工花をアミ室から取り除き、4日目の午前中に花タイプによる選好実験を行った。選好実験では2タイプ各2花ずつ計4花を蜜なしの状態ですquareの頂点に配置した円状花序とし、訪花経験を積んだモンシロチョウのいるアミ室へ導入し、各個体に第1訪花がどの花に対してなされたかを記録した。青花を3日間経験した個体には青花と黄花の2タイプを選択させた（2種類の実験共通）。一方青中赤花を3日間経験した個体には、1種目の実験において青中赤花と黄花を選択させ、2種目の実験において青中赤花と黄中赤花を選択させた。つまり、1種目は選択実験時の比較対象花を2グループ間で黄花に統一した実験系で、2種目は選択実験時に各グループ間で選択する花タイプを普通花または蜜標花に統一

した実験系となる。この選択実験では、青花、青中赤花の比較対象として黄花、黄中赤花を用いた。その理由は黄が青に最も近い生得的選好性を示したからである（結果1.a)に詳述）。実験は1995年10月の晴れた日に行われた。

3節 結果

1. 花色に対する選好性

a) 生得的選好性

色紙で作った6色の花色のうち、訪花未経験個体が生得的に好む花色は黄、紫、青の3色で、桃、赤、白に対しては全シーズンを通してほとんど選好性を示さなかった（図5-3）。さらに春～初夏（4～6月）と秋（9～11月）の生得的選好性は有意に異なり（桃、赤、白を1まとめにした場合の $2 \times 4 \chi^2$ test: $\chi^2=21.31$, $p<0.001$ ）、モンシロチョウの生得的選好性に季節変異があることを示した。具体的には、春～初夏にかけては黄（訪花率：45.5%）と紫（41.2%）が最も好まれ次いで青（9.7%）が若干好まれたが、秋は紫（52.4%）が最も好まれ次いで黄（22.8%）と青（22.1%）が中程度に好まれた（図5-3）。これは、紫は全シーズン一定してよく好まれ青は若干好まれるが、黄が春～初夏にかけて非常に好まれるものの秋にその選好性を落とすため、相対的に春から初夏よりも秋に紫と青の選好性が上昇すると示唆された。

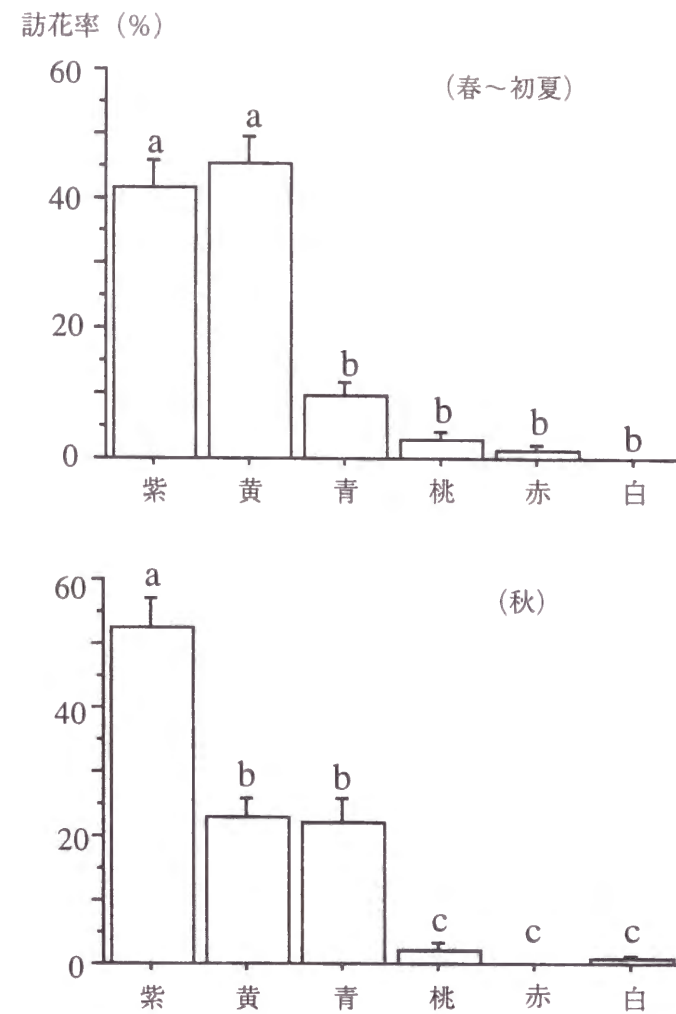


図 5 - 3 花色の生得的選好性と季節変異
各図中の異なる文字間に有意差あり (p<0.05: Scheffe's F)。

表 5 - 1 先天的選好性の季節変異と学習後の定着度
2 種類の花色への訪花率を示す。

		6 月		9 月	
		黄	青	黄	青
初訪花	%	82.4	17.6	50.8	49.2
	(n)	(75)	(16)	(33)	(32)
青 3 日経験	%	77.1	22.9	20.0	80.0
	(n)	(54)	(16)	(12)	(48)
		$\chi^2=0.691, p=0.406$		$\chi^2=12.82, p<0.001$	

b) 学習による選好性の変化

生得的選好性の強さが学習による選好性の上昇とどのように関わっているかを調べた。同じ期間 (3 日間) 条件付けを行っても、青に対して生得的選好性の低い 6 月は学習による青花選好性の上昇がスムーズにおこらず ($\chi^2=0.995, p=0.319$)、青に対して生得的選好性の高い 9 月には大幅な上昇がみられた ($\chi^2=12.82, p<0.001$) (表 5-1)。つまり、同じ色でも生得的選好性の強さが異なると条件付けによる選好性の上昇量が異なり、生得的選好性の低い時期には学習効果が出にくいことが示唆された。

c) 野外植物の花色の季節変化

モンシロチョウの花色に対する生得的選好性の季節変化を適応的に解釈するため、野に咲く花の色の季節変化を植物図鑑を用いて調べた。京都市周辺でのモンシロチョウの出現時期：3～11月における花色は黄系が最も多く 30.6%、続いて白 27.0%、青紫系 25.0%、赤系 17.4% の順となった (図 5-4)。

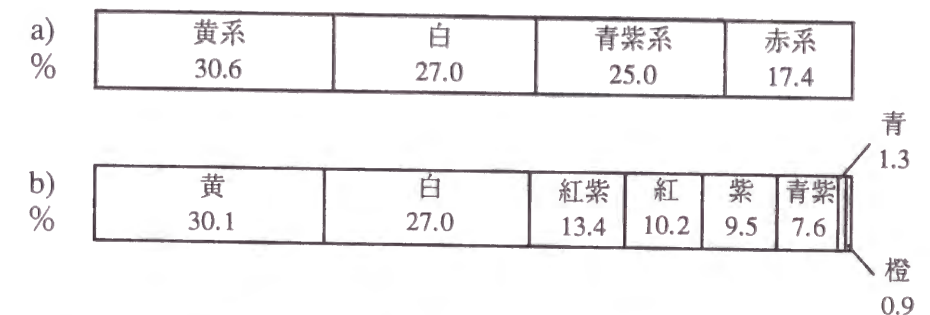


図 5 - 4 野に咲く花の通年の花色 (3-11月)

a) 4 色に分割した場合、b) 8 色に分割した場合。

各月ごとに黄系と青紫系の花数を比較してみると、3 月は黄系よりも青紫系が多く 4～8 月には逆に青紫系よりも黄系の花が多くなる、そして 9 月にはほぼ同

数になり10、11月は再び青紫系が黄系を上回るというパターンを示した（図5-5）。ここで、花数が非常に少なく（図5-5）かつモンシロチョウの出現頻度の低い3月と11月を除くと、春から夏にかけては黄系が青紫系よりも多く、秋にはほぼ同数か青紫系が黄系より若干多くなるという傾向にあることが分かった。

この結果は、モンシロチョウが春から初夏に黄花に対して、秋に青花や紫花に対して生得的選好性を強めるという前述の結果ときれいに一致しており、モンシロチョウは野に咲く花の色の季節変化に対応して生得的選好性を変化させていることが強く示唆された。

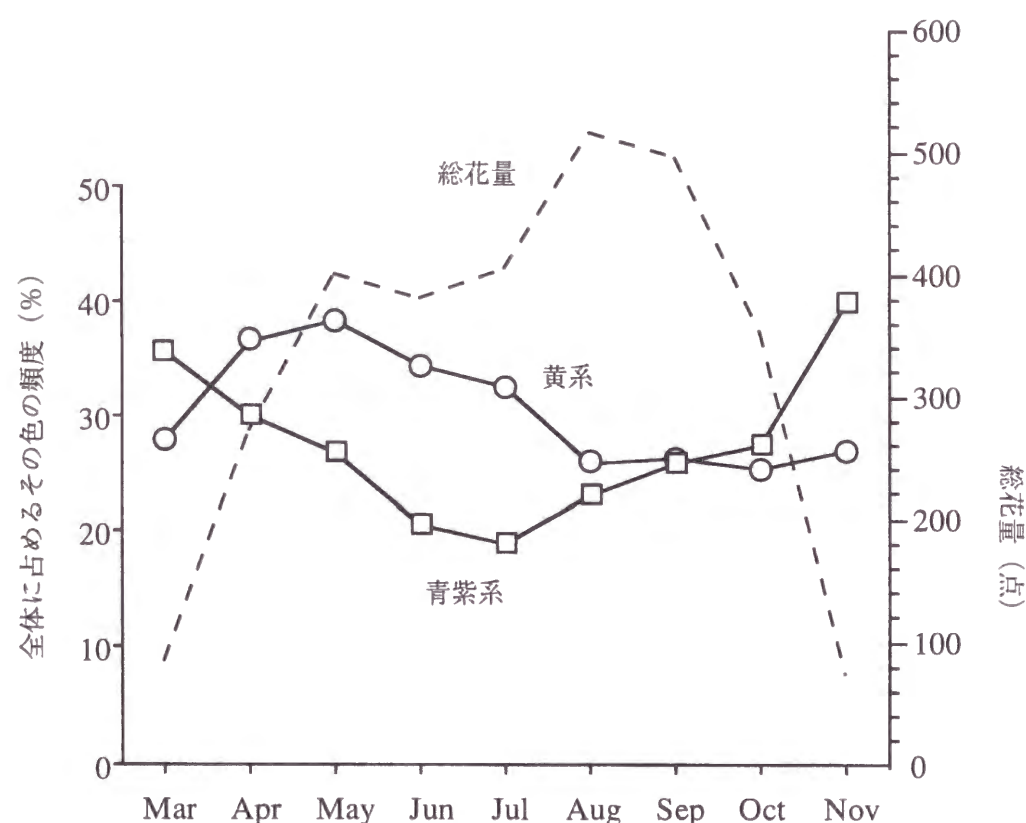


図5-5 野に咲く花の色の月別構成比（黄系と青紫系のみ抜粋）と総花量の推移

d) アブラナ科植物の花色

モンシロチョウの花色に対する生得的選好性の季節変化を適応的に解釈するもう1つの方法として、モンシロチョウが食草としてよく利用するアブラナ科植物の花色を調べた。モンシロチョウがよく利用するアブラナ科植物の半数以上は黄色い花を咲かせた（図5-6a）。食草としての利用頻度によって重み付けを行った場合には、黄花の占める割合はさらに上昇した（図5-6b）。

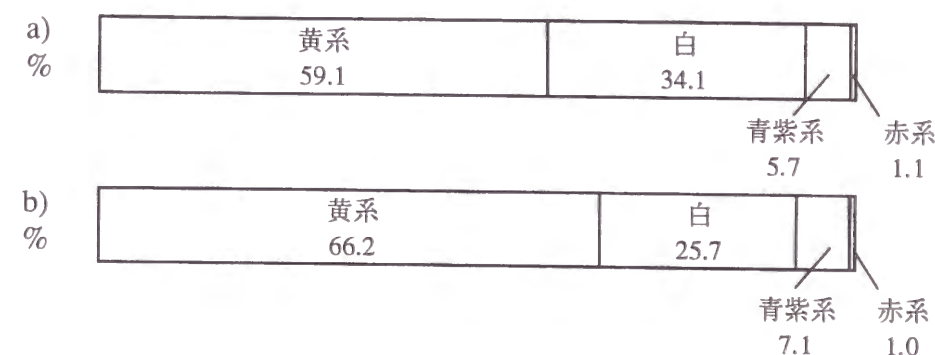


図5-6 モンシロチョウが食草として利用するアブラナ科植物の花色（全22種）

a): モンシロチョウの利用頻度を考慮しない場合、b): 考慮した場合。

これはアブラナ科の中でもとくに利用頻度の高いアブラナ属が全て黄花をつけるためと示唆された（表5-2）。さらに、アブラナ科内における黄系の花の割合は青紫系の10倍に及んだ。この頻度差は野に咲く花のあらゆる月の黄系と青紫系の差よりも格段に高かった。そしてアブラナ科植物22種のすべてが春開花し、その半数以上（12種）が夏に開花時期を終えた（表5-2）。

以上の結果より、モンシロチョウが春から初夏に黄花に対して生得的選好性を強めるもう1つの要因として、モンシロチョウの生息域内に必然的に存在するアブラナ科植物の花が春から初夏に黄色い花を多く咲かせることが挙げられ、モンシロチョウはその花を生まれつき利用しやすいように適応している可能性が強く示唆された。

表5-2 モンシロチョウの利用するアブラナ科植物の花色と開花時期、及び食草としての利用頻度

利用頻度は10段階評価で示してある。

属名	種名(変種)	花色	開花時期(月)	利用頻度
アブラナ属	キャベツ	黄	4—6	10
	アブラナ	黄	3—5	5
	カブ	黄	3—5	6
	カラシナ	黄	4—5	4
	セイヨウカラシナ	黄	4—5	5
	セイヨウアブラナ	黄	3—5	?
ダイコン属	ダイコン	白、淡紫	4—6	6
イヌガラシ属	イヌガラシ	黄	4—9	4
	スカシタゴボウ	黄	4—10	2
	キレハイヌガラシ	黄	4—9	2
	ミチバタガラシ	黄	5—8	2
タネツケバナ属	タネツケバナ	白	4—6	3
	オオバタネツケバナ	白	3—6	1
	コンロンソウ	白	4—7	1
オオアラセイトウ属	オオアラセイトウ	淡紫、紅紫	3—5	3
オランダガラシ属	オランダガラシ	白	4—6	2
マメゲンバイナズナ属	マメゲンバイナズナ	白	5—6	3
ワサビ属	ワサビ	白	3—5	4
ハタザオ属	ハタザオ	黄白	4—6	3
	ヤマハタザオ	白	5—7	2
ヤマガラシ属	ヤマガラシ	黄	5—8	2
カラクサガラシ属	カラクサガラシ	淡緑	4—9	1
キバナハタザオ属	カキネガラシ	黄	4—6	1

※キャベツにはブロッコリ/カリフラワー/ハボタン/メキャベツ、アブラナにはコマツナ/タイサイ、カブにはミズナ/ハクサイ、カラシナにはタカナ/カツオナ、ダイコンにはハツカダイコン/ハマダイコンがそれぞれ変種、品種として含まれる。

2. 人工蜜標に対する訪花行動

a) 花の色とタイプの生得的選好性

青と赤の組み合わせで普通花と蜜標花を作った場合、青よりも赤が好まれたが($\chi^2=27.92$, $p<0.001$)、普通花と蜜標花の間に生得的選好性の違いは認められなかった($\chi^2=0.641$, $p=0.423$) (表5-3)。

表5-3 普通花と蜜標花の生得的選好性の比較

	訪花回数	1 group χ^2 test
青	21	
赤	1	
青中赤	15	
赤中青	2	
色		$\chi^2=27.923$, $p=0.0001$
タイプ		$\chi^2=0.641$, $p=0.423$

b) 生得的訪花行動と短時間の変化

そこで、生得的選好性の等しい青花(普通花)と青中赤花(蜜標花)を用いて、蜜標の有無による訪花行動の違いを訪花未経験個体を用いて観察した。花に降り立った後蜜源を発見できずに飛び去るという「蜜源発見失敗訪花」の頻度を普通花と蜜標花で比較してみると、訪花未経験個体が訪花活動を始めて最初の成功訪花までの失敗訪花の頻度は、普通花上で 0.91 ± 0.31 (mean \pm S.E.)回、蜜標花上で 0.60 ± 0.17 回となり、蜜標花上で最初から失敗訪花頻度が低い傾向にあるもののその差は有意ではなかった(Mann-Whitney U test: $p=0.469$) (表5-4)。

この失敗頻度は普通花上で訪花経験を積んでも全く減少しなかったが(回帰直線: $y=0.014x+0.654$, $r^2=0.002$, $n=670$, $p=0.225$)、蜜標花上で訪花経験を積むと有意に減少した(回帰直線: $y=-0.016x+0.361$, $r^2=0.022$, $n=732$, $p<0.001$) (図

5-7)。20回の成功訪花を完了した個体のみを用いたKendallの順位相関検定でも同様の結果を得た（普通花： $\tau=-0.015$, $n=400$, $p=0.650$ ； 蜜標花： $\tau=-0.134$, $n=480$, $p<0.001$ ）。なお、失敗頻度の有意な減少が見られた蜜標花上において雄雌間でその減少速度に差異が認められるかどうかを確認した。その結果、雄のデータのみで作られた回帰直線の回帰係数は $\text{mean} \pm \text{S.E.}(n)=-0.018 \pm 0.007$ (346)、一方雌のそれは -0.015 ± 0.005 (386)で、両者の回帰係数間に有意な差は認められなかった（Aspin-Welch t-test: $t=0.349$, $df=638.02$, $p=0.727$ ）。

表 5 - 4 最初の成功訪花までの蜜源発見失敗訪花頻度
花タイプによる違いは見られなかった（Mann-Whitney U test; $p=0.469$ ）。

	mean	S.E.	n
普通花（青）	0.91	0.31	45
蜜標花（青中赤）	0.60	0.17	47

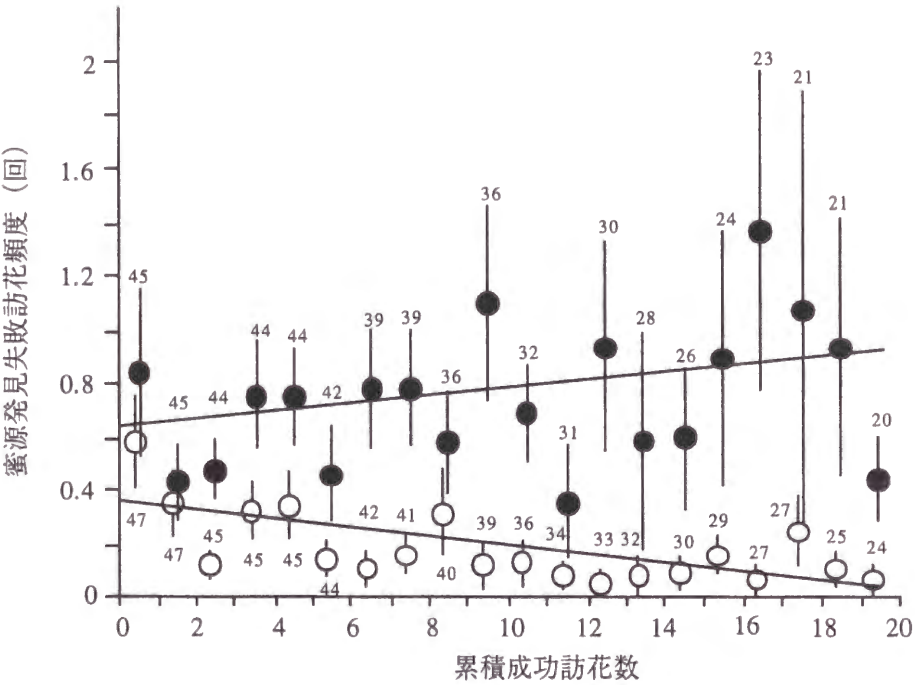


図 5 - 7 蜜源発見失敗訪花頻度の訪花経験に伴う推移
図中の数字は各プロットのサンプル数を、縦棒は標準誤差を示す。
●：普通花: $y=0.014x+0.654$, $n=670$, $p=0.225$
○：蜜標花: $y=-0.016x+0.361$, $n=732$, $p<0.001$

次に、蜜源発見成功訪花においてモンシロチョウが花に降り立ってから蜜源を発見するまでの時間「蜜源発見時間」を普通花と蜜標花で比較した。訪花未経験個体の最初の成功訪花における蜜源発見時間は普通花上で 5.29 ± 1.11 秒、蜜標花上で 3.51 ± 0.62 秒であり、若干有意ではないものの普通花より蜜標花上で最初からよりすばやく蜜源を発見することができた（Mann-Whitney U test: $p=0.067$ ）（表 5-5）。

表 5 - 5 最初の成功訪花における蜜源発見速度（秒）
花タイプによる差異は有意に近かった（Mann-Whitney U test; $p=0.067$ ）。

	mean	S.E.	n
普通花（青）	5.92	1.11	45
蜜標花（青中赤）	3.51	0.62	47

この蜜源発見速度は普通花上で訪花経験を積んでも有意に減少しなかったが（回帰直線： $y=-0.033x+7.239$, $r^2=0.001$, $n=670$, $p=0.530$ ）、蜜標花上で訪花経験を積むと有意に減少した（回帰直線： $y=-0.084x+3.576$, $r^2=0.012$, $n=732$, $p=0.003$ ）（図5-8）。20回の成功訪花を完了した個体のみを用いたKendallの順位相関検定でも同様の結果を得た（普通花： $\tau=0.036$, $n=400$, $p=0.288$ ； 蜜標花： $\tau=-0.087$, $n=480$, $p=0.004$ ）。なお、蜜源発見速度の有意な減少が見られた蜜標花上において雄雌間でその減少速度に差異が認められるかどうかを確認した。その結果、雄のデータのみで作られた回帰直線の回帰係数は $\text{mean} \pm \text{S.E.}(n)=-0.125 \pm 0.043$ (346)、一方雌のそれは -0.049 ± 0.036 (386)で、両者の回帰係数間に有意な差は認められなかった（Aspin-Welch t-test: $t=1.355$, $df=693.03$, $p=0.176$ ）。

まとめると、モンシロチョウは生得的に花冠上の色の異なるスポット（蜜標）を認知し口吻で探索するが、この行動はその後の学習によりさらに的確かつ迅速になった。つまり、蜜標はモンシロチョウの生得と学習に基づく訪花行動の効率

化に大きな役割を果たしていた。なお、学習に基づく採餌効率化の速度に雄雌間で有意な差は認められなかった。

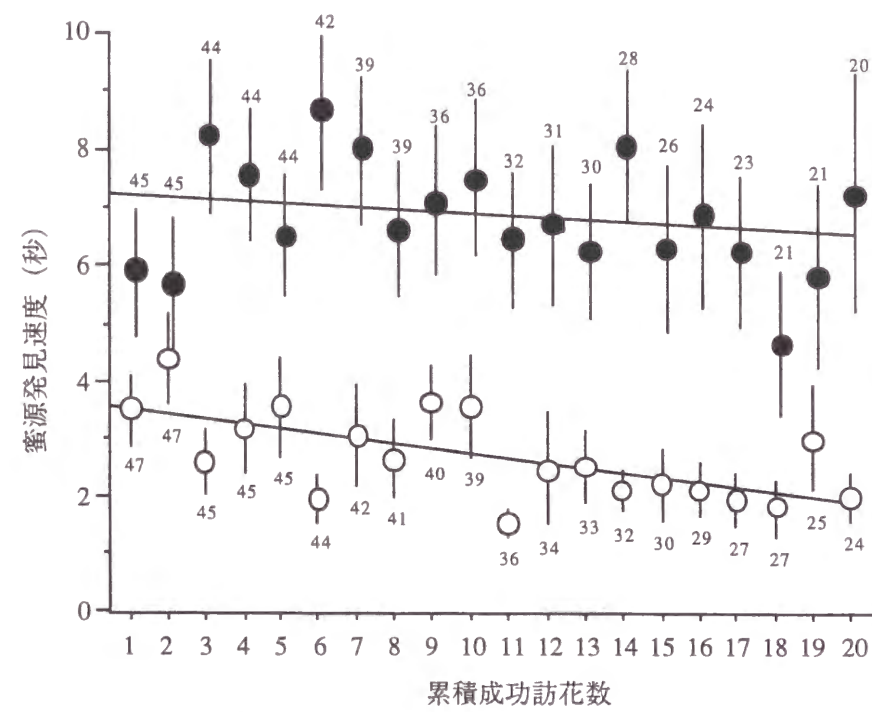


図 5-8 蜜源発見速度の訪花経験に伴う推移
図中の数字は各プロットのサンプル数を、縦棒は標準誤差を示す。
●：普通花: $y = -0.033x + 7.239$, $n = 670$, $p = 0.530$
○：蜜標花: $y = -0.084x + 3.576$, $n = 732$, $p = 0.003$

c) 訪花経験個体による花タイプの選好

生得的選好性は等しいが蜜源発見効率の異なる2つの花タイプ：普通花と蜜標花の間で学習による選好性上昇の速度に違いはあるかどうかを調べた。選択実験における選択対象を黄花に統一した1種目の実験では、青花（普通花）で3日間経験を積んだ個体よりも青中赤花（蜜標花）で3日間経験を積んだ個体の方がその花に対する選好性をより高めることができた（Fischer's exact test: $p < 0.001$ ）（表5-6）。選択実験における各グループ内の花タイプを統一した2種目の実験においても青花で経験を積んだ個体よりも青中赤花で経験を積んだ個体の方がその花に対する選好性をより高めることができた（Fischer's exact test: $p = 0.041$ ）（表5-7）。

これらの結果は、同じ期間条件付けを行っても普通花より蜜標花に対してより強い定着を生じることを意味し、青花と青中赤花の間に生得的選好性に違いがないことを考慮に入れると、蜜標花では蜜源を発見しやすく採餌効率がよいので定着度が高まりやすいと解釈できた。

表 5-6 蜜標花または普通花を学習した後の定着度の違い（実験1）
2グループの訪花頻度間に有意差あり（Fisher's exact test; $p = 0.0005$ ）。

	青	黄
青 3 日経験	4	14
青中赤 3 日経験	10	1

表 5-7 蜜標花または普通花を学習した後の定着度の違い（実験2）
2グループの訪花頻度間に有意差あり（Fisher's exact test; $p = 0.0409$ ）。

	青	黄
青 3 日経験	9	12
青中赤 3 日経験	13	3

4 節 考察

この章では、主に視覚によって訪花採餌活動を行う昆虫が花全体としての色、そして細部の色パターンに対しどのように反応し行動するかという問題を、生得と学習の両面から大きく2つのテーマに分けて調べてきた。第1のテーマは花色の選好性を決定する上での生得と学習の兼ね合いについてである。ここではモン

シロチョウの生得的な花色選好性に季節変異が認められることを示した。具体的には、シーズンを通して黄、紫、青の3色が花色として好まれるが、春から初夏にかけては黄の選好性が強く、秋には黄の選好性が弱まる分、相対的に紫や青の選好性が強まった(図5-3)。この生得的選好性の季節変異はその後の学習に大きな影響を与えた。つまり、同一の色であっても生得的選好性の低い時期にはその色に対して訪花経験を積んでも選好性は上昇しにくい、生得的選好性の高い時期には訪花経験による選好性の上昇がスムーズに起こった(表5-1)。

一方、モンシロチョウの生得的選好性の季節変異には2つの適応的意義が見出され、その各々が支持された。1つは、野に咲く花の色構成が春から夏は黄系に秋は青紫系に偏っており(図5-5)モンシロチョウはその変化に季節レベルで対応しているのだろうというもの。もう1つは、モンシロチョウが食草として利用しているアブラナ科植物の多くが春から初夏にかけて黄色い花を咲かせるので(図5-6、表5-2)モンシロチョウの生息域内に必然的に存在し最も吸蜜源として利用しやすいこれらの花の色に対して季節的に生得的選好性を増大させているのだろうというものである。

生得的選好性に季節変化が生じるメカニズムについては全く実証的データを持ち合わせていないが、可能性が高いと思われる1つのメカニズムがある。それは、モンシロチョウが幼虫時代の日長や気温に反応して、すでに遺伝的に組み込まれている春夏型選好性と秋型選好性のうちどちらか一方を選択し、成虫になってそれが発現する仕組みになっているのではないかというものである。昆虫において、生得的な花色選好性を含め成虫時代の生得的採餌行動パターンに季節変異が生じるという研究は未だ前例がないと思われる。しかし、一部のチョウには翅型や翅の模様により顕著な季節多型が見られ(例:サカハチチョウ、キタテハ、トラフシジミ)いくつかの種でその発現メカニズムについて調べられており、幼虫時代の気温や日長によって決定される場合が多いことが知られている(福田・高橋, 1988)。

今回の花色の生得的選好性を調べる実験では、白色の人工花に対してモンシロ

チョウは全く訪花行動を示さなかった(図5-3)。しかし、野外においてモンシロチョウはダイコン、ウツギ、クリ、シロツメクサ、ソバ、ニラなどの白い花にもよく訪花する。田中(1959)が野外で調べたモンシロチョウの訪花植物147種のリストでは、白い花の割合が黄や青紫、赤系の花を抜いて最多数となった。この場合、花の中心部が黄や青紫色でそちらにひかれて訪花していると考えられるケースも含まれるが、一部の白花はモンシロチョウにとって明らかに魅力的であるに違いない。人間は紫外線領域の光波長を感知できないが、ほとんどの昆虫は感知する(例えば、Frisch, 1971; Lunau and Maier, 1995)。つまり、人間には同じ白でも紫外線領域を反射する白としない白では昆虫には別々の色に見え、例えばミツバチは紫外線を反射する白にのみ訪花行動を起こすという(Frisch, 1971)。モンシロチョウについても同様であると考えられ、今回実験で使った白は紫外線領域の光を含む全反射タイプであったため(図5-1)モンシロチョウは選好性を示さなかったものと推定された。

この章における第2のテーマは蜜標に対する訪花行動を生得と学習の両面から解明することであった。ここでは、蜜標花(青中赤花)と普通花(青花)を用いそれらに対する生得的訪花行動と学習の起こり方を花タイプ間で比較することで訪花採餌に果たす蜜標の役割について解明してきた。そして、蜜標花上では花冠上の異なる色彩部位(蜜標)を生得的に口吻で探索する行動をとるので訪花未経験個体であっても普通花よりも蜜標花上において効率的に蜜源を発見できること(表5-5)、蜜標花上ではその後の訪花経験によって蜜標と蜜源を連合学習することでさらに効率的に蜜源を発見できるようになることが分かった(図5-7,8)。つまり、蜜標はチョウの生得と学習の両面で効率的な採餌に寄与していた。おそらく、チョウの生得的な蜜標探索行動は虫媒花と昆虫の長い共進化の歴史の中で獲得された遺伝的形質なのであろう。

蜜標に対する生得的行動は既にミツバチ(Daumer, 1958)やマルハナバチ(Lunau, 1990; 1991)、ハナアブ(Lunau, 1988)、及びスズメガ(Knoll, 1922;

1924) で調べられているが、チョウでは初めてである。また蜜標に対する学習性については訪花昆虫において初めての直接的な検証例となった。

蜜標は昆虫と虫媒花の共進化の産物であると考えられている。そして現在大多数の虫媒花が花冠上に蜜標を持つに至った（例えば、Scora, 1964; Tanaka, 1982; Penny, 1983; Lunau and Maier, 1995）。上述のごとく、蜜標はチョウを初めとする訪花昆虫にとって効率的な採餌活動を営む上で必要不可欠であり、蜜標が昆虫にもたらす利益は明らかとなった。一方、蜜標を持つ植物にはどのような利益がもたらされるのだろうか。1つの仮説として、蜜源周囲に蜜標と雄雌蕊をセットで配置することで訪花者の雄雌蕊への接触と送粉を確実にする働きがあると考えられている（Kevan and Baker, 1983）。しかし、この仮説はまだ実証されていない。今回、蜜標を持つ花に対しては蜜標を持たない花に対してよりチョウの訪花一貫性が獲得されやすいという結果が得られた（表5-6,7）。これは蜜標花上では蜜源発見効率がよいのでチョウの訪花一貫性が高まりやすいことを意味する。もしこのような訪花パターンを全ての訪花昆虫が示すなら、蜜標を持つ花は蜜標を持たない花よりも選択的に昆虫の訪花を受けるであろう。その結果、蜜標を持つ花をつける植物の方がより多くの種を結実させることができるに違いない。ここに、蜜標を持つ植物が受ける利益についての新たな仮説を提唱する。それは蜜標を持つ花は多くの昆虫を引きつけたがって多くの種子を生産できるだろうというものである。この仮説をさらに堅固なものにするためには、自然花を用いてまた別の分類群の昆虫を用いてさらに実験を行う必要がある。

最後に、前章においてヒメジョオンの管状花は頭花の開花ステージとともに黄緑色から鮮黄色、さらに黄褐色へと色を変えていき、鮮黄色をしている時期だけ管状花は開花中で蜜を分泌していることが分かった。そしてチョウは学習によりおそらくこれら微妙な色の違いを認識して鮮黄色をした頭花への訪花頻度を上昇させることができた（図5-3）。ヒメジョオンの頭花中央部の黄色い管状花は一種の蜜標とみなすことができる。蜜標の色を開花ステージごとに変えることは植物

にとって有益であるに違いない。それは、蜜標のあるステージの花を昆虫に教えることにより昆虫が学習能力を使って適切なステージの花だけに訪花できるようになると、昆虫の吸蜜効率は上昇する。それが昆虫のその植物に対する選好性を強めその植物はより多くの昆虫の訪花を受け、結実率は高まるであろう。花全体が開花ステージに伴って色を変えていくいくつかの植物では、昆虫が的確なステージの花だけを見分けて訪花するという現象がすでに報告されている（Scora, 1964）。この現象には適切な花だけに訪花してもらうことで送粉効果を高める効果があると考えられているが、蜜標の色変化と同様、訪花者の定着性を高め訪花頻度を上昇させる効果も付随しているのかもしれない。

第6章 送粉者としての特質

1節 はじめに

植物-送粉者間の関係は、植物-種子分散者間の関係同様植物と動物の相互作用を伴い、相利的共進化の立場から多くの議論がなされてきた（例えば、Krebs and Davies, 1981; Herrera, 1987; 井上・加藤, 1993）。送粉共生系における植物-送粉者間共進化における議論は、ユッカとユッカガ（Powell and Mackie, 1966; Aker and Udovic, 1981）、イチジクとイチジクコバチ（Janzen, 1979; Wiebes, 1979; Bronstein, 1988）、花油を分泌するゴマノハグサ科の一種とその採取に特殊化した前脚を持つケアシハナバチ（Vogel and Michener, 1985）、マダガスカル島の非常に長い距を持つランの一種とそれに対応して非常に長い口吻を持つスズメガの一種（Darwin, 1859）のように植物と昆虫が互いに相手に対して特殊化した1種対1種の関係がしばしば強調される。それは系の単純さによる理解のしやすさと理論モデル構築のしやすさに負うところが大きいと思われる。しかし、実際には動物媒花の植物と送粉者である動物の関係は1種対1種であることは極めて少なく、多くの場合多種対多種の関係を示す（これを拡散された共進化及び拡散された群集構造と呼ぶ）（Gilbert and Raben, 1975; Futuyma and Slatkin, 1983; 井上, 1993）。またそこには、様々な盗蜜者や盗粉者が介在して系をより複雑化している（加藤, 1993）。この複雑な系の中で、ある植物にとってどの訪花者が送粉者として重要な地位を占めているかを知ることは、植物と訪花者の共進化の実態を探る上で第一義的な意味を持つ（Schemske and Horvitz, 1984）。

一方、送粉共生系において花粉媒介者としての役割を果たす動物は、昆虫の他ハチドリ、タイヨウチョウ、ミツスイなどの鳥類（例えば、Faegri and van der Pijl, 1979; Snow and Snow, 1980; Ramsey, 1988; Bawa, 1990）、コウモリ（例えば、Heithaus et al., 1975; Faegri and van der Pijl, 1979; Bawa, 1990）などが挙げられるが、

昆虫の果たす役割は卓越している（例えば、Bagon et al., 1996）。中でも特に重要な分類群は膜翅目、さらにその中でも社会性ハナバチが最も重要な送粉者であると考えられており、それらの送粉実態を調べた研究が最も多い（例えば、Primach and Silander, 1975; Bertin, 1982; Tepedino, 1981; Motten, 1983）。一方、鱗翅目が送粉に果たす役割については昆虫と植物の組み合わせにより大きくばらつく。例えば、クサギ、ツツジ、ユリ、キスゲなどの花はアゲハチョウ科に送粉されていると考えられている（加藤, 1993）。これらの花は花筒が細長く雌雄蕊が花冠から露出するなどチョウ媒花としての典型的な諸特徴を備えている。また、ハマニンドウ、マヤプシギ、ハマオモトやキツネノカミソリなどの花はさらに花冠が細長く、チョウ媒花同様に薄い蜜を提供しスズメガが専門的に送粉するとされている（加藤, 1993）。しかし、このような典型的なチョウ・ガ媒花を除くと、さまざまな分類群の昆虫を呼び寄せ多対多の関係にある植物の花において、チョウが口吻をそっと挿入するだけの動きでは送粉に結びつかず、チョウの送粉に果たす役割は非常に小さいとされてきた（例えば、Percival, 1965; Levin and Berube, 1972; Wiklund et al., 1979; Jennersten, 1984; Morse, 1982; Schemske and Horvitz, 1984）。一方、特に最近の研究はさまざまな分類群の昆虫を引き寄せる植物においても種によってはチョウがハチと変わらずかなり有効な送粉者であったり、ハチよりも若干劣るもののその送粉効果は見逃せないとする研究例もいくつか報告されている（Herrera, 1987; Conner et al., 1995; Stone, 1996）。例えば、セイヨウノダイコン（*Raphanus raphanistrum*）上での訪花頻度はミツバチの方が多いがモンシロチョウの送粉効率はミツバチの4倍もあったり（Conner et al., 1995）チョウは膜翅目より花間飛翔距離長いのでその意味においては他家受粉をより促進する（Stone, 1996）という結果も得られている。このように鱗翅目の送粉効果は植物種によって大きくばらつくことが予想され、一概に鱗翅目の果たす役割は低いと一般的見解を述べることは軽率であると思われる。その中からより普遍的傾向を見出すためにも、植物と鱗翅目の送粉実態についてより詳細な研究成果が待ち望まれている。

る。

本章では、以上のような背景をふまえモンシロチョウが野外でよく訪花する植物上でモンシロチョウが実際に送粉者として寄与しているかどうか調べていく。前述のごとく、典型的なアゲハチョウ媒花を除き日本ではチョウがどの程度送粉に寄与しているのかどうかはおろか、盗蜜者なのか送粉者なのかさえ全く調べられていない。訪花者の送粉者としての重要性は主に訪花頻度（量の問題）と送粉効率（質の問題）によって規定される。そこでまずモンシロチョウがよく訪花する植物を用いモンシロチョウに訪花された花の結実率を調べることで送粉者としての質の問題について明らかにする。また、モンシロチョウのよく訪花する花はチョウ媒花としての典型的な形質を持たず、ハナバチ類やハナアブ類、チョウを含む多くの分類群の昆虫の訪花を受けていると思われる。そこで野外でモンシロチョウがよく訪花する植物上で訪花者の種類と数を調べることで、モンシロチョウを含む鱗翅目の送粉者としての量の問題について明らかにする。それによって、モンシロチョウを含む鱗翅目が俗にチョウ媒花と言われている花以外においても植物の種と場所によっては有効な送粉者になりうることを示す。

2節 方法

1. 結実率

モンシロチョウの送粉効果を調べるため、野外においてモンシロチョウの訪花頻度が高いと思われる7種の植物：ダイコン、ケール、ハルジョオン、カンサイタンポポ、ノアザミ、コスモス、ヨメナを用いて結実率を測定した。訪花者の有無、訪花者の違いによる結実率の違いを調べるため、各植物ごとにモンシロチョウ訪花区、無訪花区、野外区の3つの処理区を設けその結実率を比較した。モンシロチョウ訪花区では訪花植物をアミ室内に複数株鉢植えにして導入するか地面に直接植え、その中に適当数のモンシロチョウ（10～20匹）を放し自由に訪花さ

せた。無訪花区ではアミ室内に訪花植物を導入しモンシロチョウ及び全ての訪花昆虫を排除するかアミ室または野外の訪花植物に寒冷紗で網掛けを行い開花期間中全ての訪花者を排除した。野外区では野外で開花しさまざまな訪花者の訪花を受けた植物を用いた。そして各処理区で花が咲き終わった後一定期間（1～2週間）を経た後各花ごとに結実率を測定した。以下にそれぞれの植物における具体的な測定手順を述べる。

ダイコンは圃場に前年秋に種植えをし春開花した株を用いた。圃場に放置し開花中にさまざまな昆虫の訪花を受けた区を野外区とした。モンシロチョウ訪花区及び無訪花区は別々のアミ室に設定し、それぞれ10～12株を地面に直接植えモンシロチョウ訪花区には15匹前後のモンシロチョウを維持した。本種はすべての花が咲き終わった後しばらく放置しておくで結実した雌蕊は長く伸長するが結実しなかった雌蕊はほとんど伸長せず一部はさらに黄色く変色して脱落する。そこでこれらの違いを判定基準に1さやごとに結果したか否かを調べ結果率を測定した。つまりこの場合厳密には種子の結実率ではなく、さやの結果率を測定したことになる。測定したダイコンの開花期は1996年4月下旬～5月上旬、結果率測定は5月中～下旬に行った。

ケールについても圃場に前年秋に種植えをし春開花した株を用いた。そして圃場に放置した区を野外区とした。ケールはダイコンに比べるとはるかに大きな株になるためモンシロチョウ訪花区、無訪花区としたそれぞれのアミ室には2株ずつ地面に直接植えた。そしてモンシロチョウ訪花区には15匹前後のモンシロチョウを維持した。ダイコン同様結果率を測定し結果の有無の判定基準も同様の方法で行った。ケールの開花期は5月上～中旬、結実率測定は5月下旬に行った。

ハルジョオンは圃場に雑草として自生しているものを用いた。圃場に放置し開花中にさまざまな昆虫の訪花を受けた区を野外区とした。モンシロチョウ訪花区及び無訪花区は別々のアミ室に設定し本種を5株ずつ地面に直接植え、モンシロチョウ訪花区には約10匹のモンシロチョウを維持した。無訪花区にはアミ室のも

のとは別に野外区の一部の花に網掛けを行い訪花者を排除したのも設定したが、その結実率にアミ室の無訪花区との差がほとんどなかった（詳細略）2つの処理法をまとめて無訪花区とした。ハルジョオンについては結実率（結果率ではない）を測定したが、1頭花中に平均500粒以上の種子をつけるので、各頭花ごとにランダムに100粒の種子を選び結実の有無を実体顕微鏡で調べた。その際、不結実種子は平板上で半透明となり形も小さいが、結実種子は立体的な楕円状で不透明な黒褐色を呈するのでこの違いを判定の基準にした。ハルジョオンの開花期は5月中旬～6月中旬、結実率測定は5月下旬～6月下旬に行った。

カンサイタンポポは京都大学理学部植物園に雑草として自生しているものを使用した。植物園内で自然に開花しさまざまな昆虫の訪花を受けた区を野外区とした。モンシロチョウ訪花区、無訪花区としたそれぞれのアミ室には植物園に生えていた株を鉢植えにしたものを4株ずつ導入し、モンシロチョウ訪花区には約10匹のモンシロチョウを維持した。結実率の測定には開花終了後7～10日経過した完熟直前の頭花を用い頭花中の全ての種子について結実、不結実を肉眼で判定した。タンポポの場合、結実種子は立体的で重量感があるのに比べ不結実種子は矮小で肉薄であった。一部に中間的な形態をした種子も見られたがそれらは全て測定から除外した。測定に用いたカンサイタンポポの開花期は4月下旬～5月下旬、結実率測定は5月上旬～6月上旬に行った。

ノアザミについては、アミ室内の地面に数年前から自生している2株のあるアミ室にモンシロチョウを約10匹維持した区をモンシロチョウ訪花区とした。また、圃場に自生する株とモンシロチョウ訪花区内に生える株の花の一部に網掛けを行ったものを無訪花区とした。本種については特に自生地による結実率の違いについても詳しく調べるため、野外区を4区設定した。圃場、静原、花背大布施、及び城陽市木津川堤防である。アザミは1頭花内に100～300粒（平均約200粒）の種子をつけたが、それら全てについて結実、不結実を肉眼で判定した。結実種子は肌色で大きく丸々としているのに対し不結実種子は白色で細長いという特徴があっ

たが、一部の中間的形態をした種子についてはすべて測定から除外した。

コスモスは圃場に当年の春種植えをし秋に開花したものを用いた。圃場に放置し開花中にさまざまな昆虫の訪花を受けた区を野外区とし、モンシロチョウ訪花区としたアミ室には2株を地面に直接植え10匹前後のモンシロチョウを維持した。さらに野外区とモンシロチョウ訪花区の株の一部の花に網掛けを行いそれを無訪花区とした。コスモスは1頭花中に50～100粒の種子をつけたが、1頭花中の全ての種子について結実、不結実を肉眼で判定した。種子の成熟期において不結実種子は矮小で白かったが結実種子は伸長して黒褐色を呈しており中間的な形態をした種子はほとんど存在しなかった。測定に用いたコスモスの開花期は10月中～下旬、結実率測定は11月上旬～12月上旬に行った。

ヨメナは圃場に雑草として自生している株を用いた。圃場に放置し開花中にさまざまな昆虫の訪花を受けた区を野外区とした。モンシロチョウ訪花区、無訪花区としたそれぞれのアミ室には3株ずつ地面に直接植え、モンシロチョウ訪花区には約10匹のモンシロチョウを維持した。無訪花区にはアミ室のものとは別に野外区の一部の花に網掛けを行い訪花者を排除したのも設定したが、その結実率にアミ室の無訪花区との差がほとんどなかった（詳細略）2つの処理法をまとめて無訪花区とした。ヨメナは1頭花中に60～100粒の種子をつけたが、1頭花中の全ての種子について結実、不結実を実体顕微鏡を用いて判定した。完熟期に近い頭花において不結実種子は白緑色で平板状、重量感に欠けるが、結実種子は濃緑色で立体的であり、不結実種子より一回り大きいので、この違いを判定基準にした。測定に用いたヨメナの開花期は10月中～下旬、結実率測定は11月中旬に行った。

2. 訪花昆虫の訪花頻度と目別構成比

訪花を受けた植物の結実率は訪花者の送粉者としての質（送粉効率）と量（訪花頻度）に大きく影響される。そこでまずモンシロチョウ訪花区におけるモンシ

ロチョウの訪花頻度、及び野外区における全ての訪花者を含む訪花頻度を調べた。モンシロチョウ訪花区においては、結実率測定中の植物が多くの花を付けている晴れた日の午前10時～午後1時にアミ室内で観察を行った。観察はまず一定範囲の開花中の頭花または花を10～25花目印を付け、それらの花に30分間に訪花したモンシロチョウの数を調べ、1時間あたり1（頭）花あたり訪花頻度を算出した。この観察は、ダイコンが5月10、12日、ケールは5月12日、ハルジョオンは6月4、15日、カンサイタンポポは5月15、19、21日、ノアザミは6月2日でコスモスとヨメナは調べていない。これらは全て1996年である。野外区の訪花頻度については、以下に示す訪花昆虫の目別構成比を調べた観察と同時に調査している。

モンシロチョウを含む鱗翅目に送粉効果がある場合に、送粉者として重要か否かは、野外においてその植物に訪花する昆虫群に占める鱗翅目の相対頻度にかかっている。そこで、前述7種の訪花植物とキャベツ、ミゾソバの花において、訪花昆虫の目別構成比を野外観察データをもとに算出した。観察地は前述7種の植物についてはそれぞれの野外区が属する場所にできるだけ遵守している。つまり、ダイコン、ケール、ハルジョオン、ヨメナ、コスモス、及びキャベツは圃場にて、カンサイタンポポとミゾソバは理学部植物園で、ノアザミは静原、圃場、及び城陽市木津川堤防の3カ所で観察した。観察はまず一定範囲の開花中の頭花または花を10～25花目印を付け、それらの花に30分間に訪花した昆虫数を目別に、種名が分かる場合は種名で記録した。この30分間の観察を同一植物について1日1、2回行い2回行った場合には場所を少し変えて観察した。その後各植物について30分間の観察ごとの1（頭）花あたり1時間あたりの訪花頻度を算出した後、各植物ごとにアザミについては場所ごとに全ての観察を集計して訪花昆虫の目別構成比を割り出した。観察は全て晴れた日の訪花昆虫の活動が最も活発になると考えられる午前10時～午後2時に行った。各植物ごとの観察日時については、ダイコンが5月10、16日、ケールは5月12、16日、キャベツは5月10、12日、ハルジョオンは5月15日と6月2、16日、カンサイタンポポは5月15、19日、静原のノア

ザミは6月16日、木津川のノアザミは6月30日、コスモスは10月22日、ヨメナは10月16、22日、ミゾソバは10月16、21日であり、全て1996年であった。

3節 結果

1. 結実率

モンシロチョウの送粉効果は植物によって異なったが、完全に送粉効果のなかった植物は調査した7種のうちには存在しなかった（図6-1）。中でもダイコン、ハルジョオン、カンサイタンポポ、ヨメナはモンシロチョウの訪花により野外とほとんど変わらない結実率を示した。一方、ノアザミ、コスモス、ケールではモンシロチョウ訪花区の結実率は野外区のものより低いものの、無訪花区よりは有意に高かった。つまり、モンシロチョウは野外の訪花植物上で盗蜜者としてではなく送粉者として寄与していることが分かった。具体的に、ダイコンではモンシロチョウ訪花区での訪花頻度が野外区のそれよりも十分低いにも関わらず結実率はほぼ同じであった。これはモンシロチョウはダイコンにとって質の高い送粉者であるということを意味する。また、カンサイタンポポでは訪花頻度はモンシロチョウ区の方が野外区よりも高いが結実率は野外区の方が高かった。これは、カンサイタンポポにとってモンシロチョウは質の低い送粉者であることを意味する。しかし、ハルジョオンではモンシロチョウ訪花区は訪花率も結実率も野外区より高く、ケールではどちらも野外区より低いので、モンシロチョウと野外での平均的訪花者の間で送粉者としての質を比較することはできなかった。

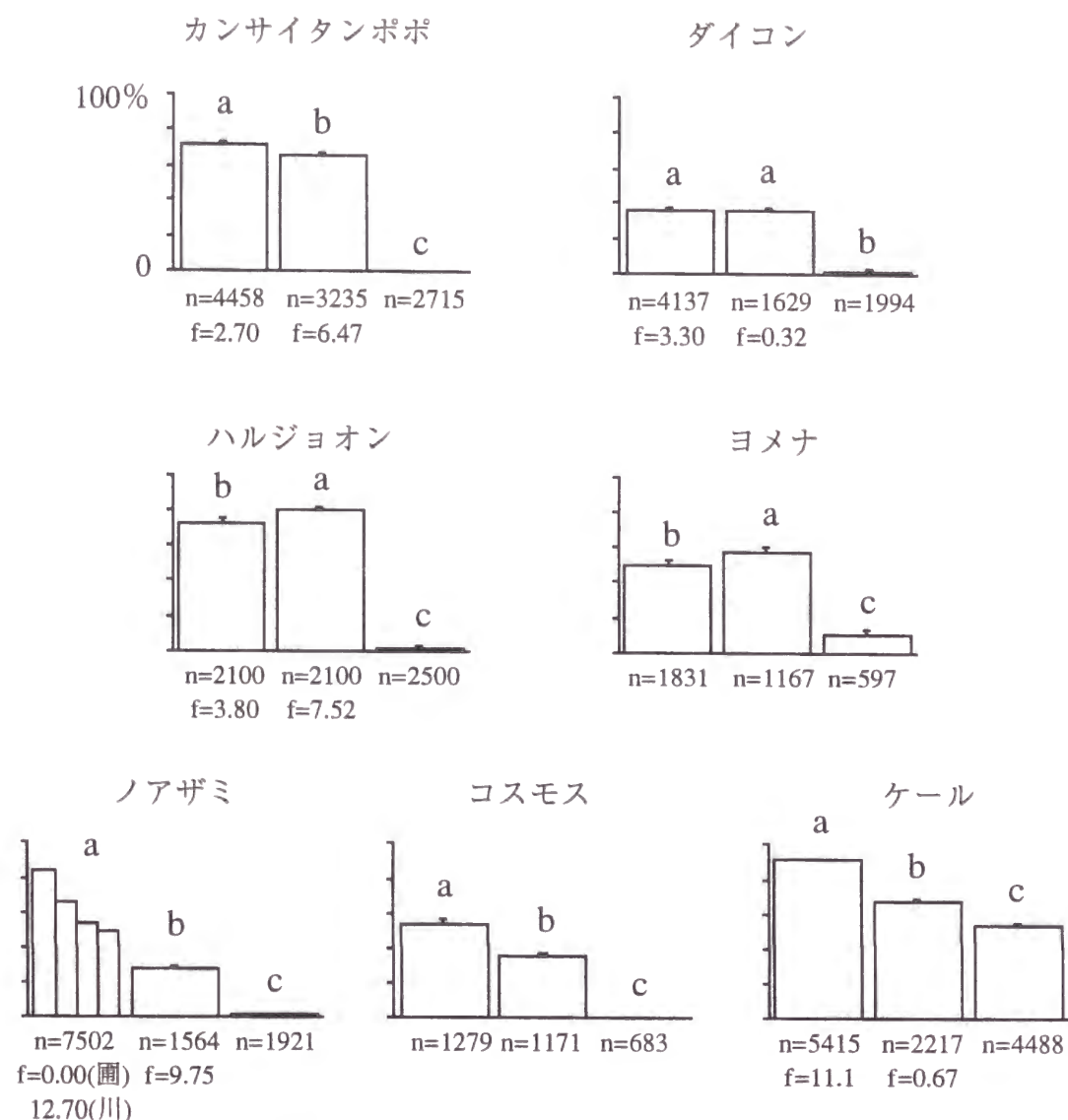


図 6-1 モンシロチョウの訪花植物の結実率の3区間比較

全ての植物種において左より野外区、モンシロチョウ訪花区、無訪花区。
 ノアザミの野外区についてはさらに左から花背、静原、木津川、圃場。n: 調査した種子数または果実数、f: 訪花頻度 (回 / 1(頭)花 1 時間)。各棒グラフ中の異なる文字間に有意差あり ($p < 0.05$; Scheffe's F)。

2. 訪花昆虫の訪花頻度と目別構成比

モンシロチョウを含む鱗翅目訪花昆虫の送粉者としての量の問題を知るために、野外におけるモンシロチョウの訪花植物上で訪花昆虫の目別構成比を調べた。その結果、半数以上の植物上でミツバチやコハナバチ、ヒメハナバチを主体とした

膜翅目が最優占種となり (10種中 6 種)、その次に鱗翅目と双翅目が多かった (図6-2)。しかし、植物種と場所によってはダイコンや木津川のノアザミのように鱗翅目の訪花頻度が最も高い場合も存在した。つまり、鱗翅目の送粉者としての総合的重要性は膜翅目に一歩ゆずるものの、その価値は無視できないと示唆された。

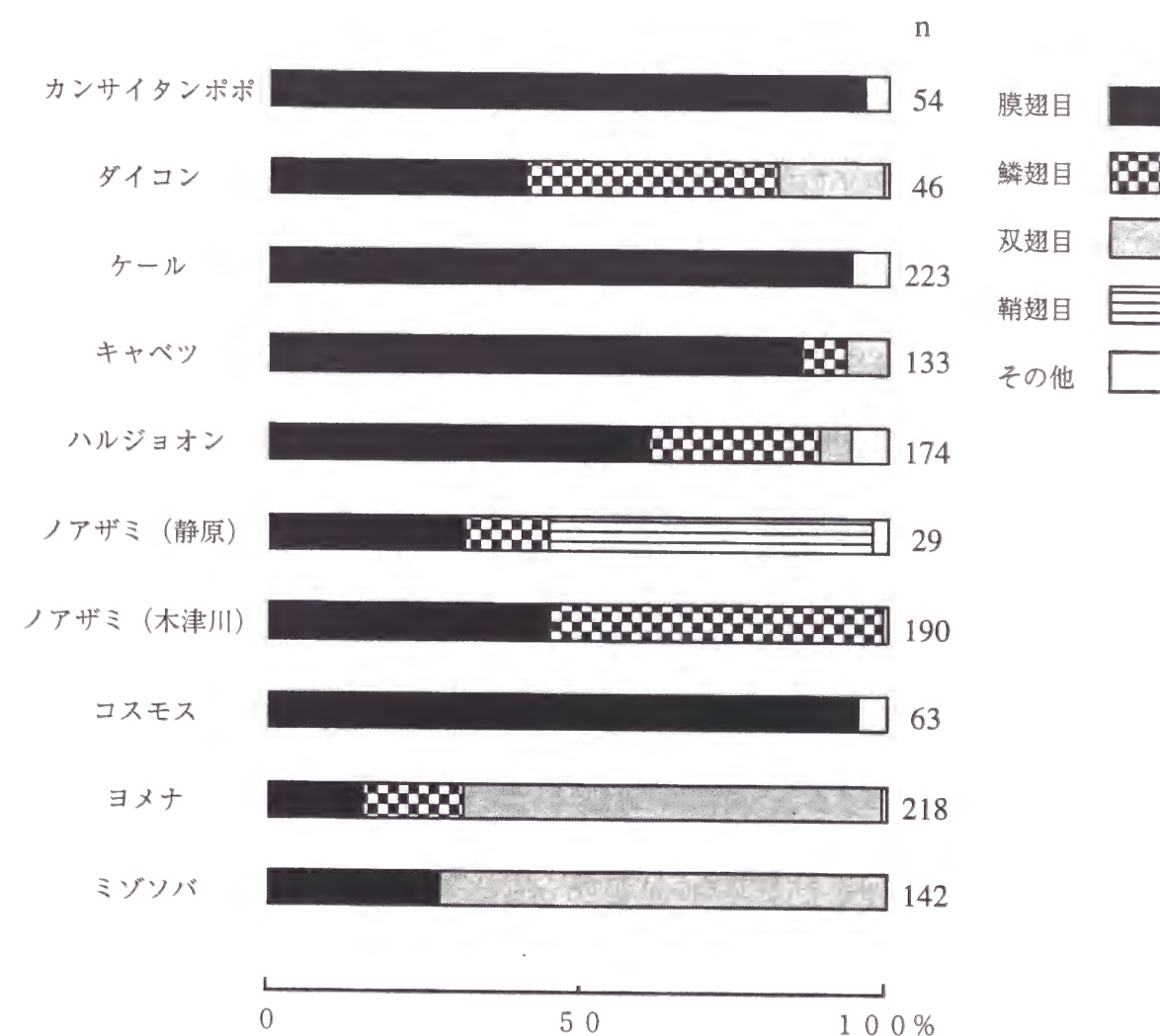


図 6-2 モンシロチョウの訪花植物の野外における訪花昆虫の目別構成比
 n: 総訪花昆虫数。

4 節 考察

本章では、モンシロチョウが野外の訪花植物上で盗蜜者としてではなく送粉者として働くケースが多いことを強く示唆した。おそらく、同じ植物に訪花する近縁種のチョウについて同様の結果が期待される。モンシロチョウが訪花する植物はすべて、特殊なチョウ媒花ではなくあらゆる訪花昆虫相をひきつける多対多の関係にある植物である。このような拡散された構造を持つ送粉共生系（Gilbert and Raben, 1975; Futuyma and Slatkin, 1983; 井上, 1993）においては、鱗翅目はほとんど送粉に寄与していないとする見解がしばしばであった（例えば、Percival, 1965; Levin and Berube, 1971; Wiklund et al., 1979; Jennersten, 1984; Morse, 1982; Schemske and Horvitz, 1984）。しかし一部にはこの系においても鱗翅目が確実に送粉者として働いていることを示した研究例も知られている（Herrera, 1987; Conner et al., 1995; Stone, 1996）。本研究では従って後者の立場を支持する結果が得られたといえる。1対1の送粉共生系が送粉の効率性において有利な系であるとする、多対多の送粉共生系はその安定性において有利な系であると考えられる。つまり、何らかの環境変動でパートナーシップを結んでいた有力な送粉者がいなくなったり植物種が激減した場合に、お互いに系内の別の種と結びつきを強めることで系を維持することができるのである。多対多の関係にある植物の究極的あり方は膜翅、鱗翅、双翅、鞘翅目を含む多くの分類群の訪花者が同時に有効に送粉を行えるよう花の形態を進化させることかもしれない。

訪花者の送粉者としての質を決める要素は、単に花粉の体への付着しやすさだけではない。例えば、他家受粉によってしか結実しない植物では、花間移動距離の短い訪花者は隣接する自株がつけた花を連続して訪花する傾向が強まるため、花間移動距離の長い訪花者の方が質の高い送粉者といえる（Stone, 1996）。また、たとえ花粉の搬出量が多くても花粉を専門に集めるミツバチは体についた花粉を花間移動中にきれいに掃除して回収し花粉かごに固めてしまうので、花蜜を専門

に集めるマルハナバチよりも送粉効率が悪いという例も知られている（Wilson and Thomson, 1991）。この場合、チョウも花蜜だけを集めるのである意味において送粉者としての潜在能力が高いことを意味する。訪花者の訪花一貫性の程度も重要な問題となってくる。野外ではさまざまな種の花が同時的・同所的に咲いているケースが多い。訪花一貫性の強弱は同種植物間での送粉の効率性に関わるため、送粉者としての質を決める一要素になると考えられる。チョウについては、約10数年前まで訪花一貫性の低いランダムに近い訪花パターンであろうと考えられていたため（例えば、Richard, 1986）この意味においても送粉者として考えにくかったように思われる。しかし、Lewis(1986)以来チョウの訪花一貫性について肯定的データがそろいはじめ（Lewis, 1989; Goulson and Cory, 1993; Kandori and Ohsaki, 1996）本研究の第5、6章でも訪花一貫性に関する様々な実験を行った。その意味において、チョウの送粉者としての価値を改めて見直すべき段階にあるといえる。

野外のある植物がつけた実や種子の1つ1つにその結実に寄与した送粉者がいる。つまり、1つ1つの種子についてその送粉者を追跡して特定し、全種子について送粉者もリストと頻度をまとめあげることができるならば、その植物と送粉者の実態を完全に把握することができるだろう。しかし残念ながら今のところその追跡調査の方法は確立されていない。送粉の実態を知るための次善の策として、野外で訪花昆虫ごとに訪花頻度を調べ実験系で各昆虫について送粉効率を測定などの方法で訪花者の送粉者としての重要性を間接的に判断しているというのが現状である。この方法は、送粉者としての重要性に影響を与えると考えられる諸要素（訪花頻度、送粉効率、訪花一貫性、活動時間帯、花間移動距離など）について検討し各訪花者の性質を特徴づけることができるという長所を持つ。しかしその反面、それらの要素を考慮に入れて訪花者ごとに送粉者としての重要性の度合いを算出し定量的に比べる場合、どの要因がどの程度の重要性を持つか、どのような数式的形式をとるか（線形で作用するか対数やべき乗型で作用するかといっ

た問題) などさまざまな難題に直面する。やはり、最初に述べたような各種子ごとの送粉者追跡調査こそ最も直接的な検証法であると考えられ、この方法をいかに実用化するかがこの研究領域の発展の鍵を握っていると思われる。

第7章 総合考察

モンシロチョウ成虫の行動様式は主に、交尾、訪花、休息という雌雄共通に見られるものの他に、雄だけに見られる雌探索、雌だけに見られる産卵の5つに分けることができる。本研究における各章ではそれぞれの行動様式の特質を解明してきた。

その結果、雌に複数回交尾する個体があったが、そのような個体は最初に交尾間隔の短い雄や交尾回数の多い雄と交尾していることがわかった。このような特質をもつ雄やサイズの小さい雄は交尾時に小さな精包しか雌に与えることができず、その結果、このような雄と交尾した雌の再交尾が促進されると考えられた。一方、雄は交尾間隔が短い個体や交尾回数の多い個体の精包が小さくなると同時に交尾時間が長くなった。この点に関して、精包を少ししか与えられない雄は1回の交尾時間を長くすることで雌の体内の成熟卵数を増やし交尾後に雌の産卵バーストを起こさせることで自分の精子で受精された卵の数を増やそうと努力しているのではないかとする『産卵バースト仮説』を提示した。この説は、雌を産卵植物から遠ざけておくと、その後に産卵植物を与えたとき、一時的に産卵数の爆発的増加が確認されたという点において支持された。(配偶様式：第2章)。また、野外におけるモンシロチョウ吸蜜植物の糖濃度は50~60%と非常に高いことが分かった。このような高濃度の蜜を実験条件下で与え続けると、チョウは求水行動を示し、生存日数が縮まった。野外のモンシロチョウが高濃度の花蜜を吸いつつ、いかにして水分補給をしているのかという疑問に対し、活発に活動を行うことで高濃度の花蜜を分解し残存水と代謝水を得るのだろうとする仮説を提示し、この仮説は2点で支持された。つまり、高濃度のしょ糖を吸蜜させ続けた場合、活動量が多ければ求水反応を示すことが少なく生存日数も長かった(水分補給様式：第3章)。訪花行動についてはヒメジョオンへの訪花過程を調査した。その結果、頭花への飛来時においてミス訪花の頻度が減少し、頭花上での蜜源探索時にい

てミス探索頻度が減少した。結果として、単位頭花あたり処理滞在時間が減少し、実際の吸蜜効率も上昇した。さらにモンシロチョウには、学習の応用性、長期記憶保持、複数花同時記憶という高度な学習能力も確認された（訪花採餌様式：第4章）。さらに、訪花行動については、上述の学習に基づく効率的な訪花のみならず、その学習の基盤となる生得的行動についても同様に注目した。その結果、花の色の生得的選好性は季節によって異なり、同じ色でも生得的選好性が高い時期には学習により効果的に定着が上昇すること、蜜標に対する訪花行動は蜜標への生得的な口吻伸長反応とそれに続く蜜源蜜標連合学習によって成り立っていることがわかり、訪花行動を形成する上で、その骨子となる部分を生得的行動が受け持ち、学習による効率的な訪花行動を前適応的に支えているといった訪花行動の全体像を浮かび上がらせることができた。（訪花採餌様式：第5章）。そして最後に、モンシロチョウは野外の主要な吸蜜植物上で、盗蜜者としてではなく送粉者として寄与していたが、全体的な訪花頻度はモンシロチョウを含む鱗翅目よりもハナバチなどの膜翅目の方が高いことがわかり、鱗翅目の送粉者としての重要性は膜翅目に一歩ゆずるであろうことが示唆された。しかし、植物と場所によっては鱗翅目の訪花頻度が最も高い場合もあり、その送粉者としての価値は無視できないと考えられた（訪花採餌様式：第6章）。

虫媒花と訪花昆虫の関係は、昆虫の学習性とそれに基づき同種の花を続けて訪れるという訪花一貫性が虫媒花の形質進化に重要な役割を果たしていると考えられている。例えば、虫媒花の複雑な花の形態は訪花昆虫の学習能力を限界まで利用する形で進化してきたとする見方がある（Waser, 1983; Laverty and Plowright, 1988; Harder and Cruzan, 1990; Lewis, 1993）。これは、複雑な花ほど採餌が困難で、一度その花の採餌技術を獲得すると昆虫はその技術の記憶保持に多大な記憶容量を費やすため、他の花を覚えるゆとりがなくなる。つまり、昆虫は複雑な花に対しては訪花一貫性を示しやすく、送粉が効率的に行われるため複雑な花が進化したとする仮説である。第5章では、訪花経験によって蜜標を持つ花を選択的に訪

花するという訪花パターンが、虫媒花の蜜標進化と普遍化に一役を担っていることを示したが、これもまた虫媒花の形質の進化に昆虫の学習性が寄与していることを示す一例となった。

一方、虫媒花と訪花昆虫の共進化における議論の中で、チョウは花と送粉者が多対多の関係にある拡散された送粉共生系において盗蜜者として働くケースが多かったことと（例えば、Percival, 1965; Levin and Berube, 1971; Wiklund et al., 1979; Jennersten, 1984; Morse, 1982; Schemske and Horvitz, 1984）、十数年前まではチョウには訪花学習性は存在しないと考えられていたこと（Richards, 1986）などによって、チョウと虫媒花の共進化的相互作用について考察する機会がほとんどなかったと考えられる。しかし、本論文は拡散された送粉共生系においてもなおモンシロチョウは送粉者として働いていること（6章）、またその送粉能力を高める形質として学習能力を保持し一貫的訪花パターンを示すこと（4章）を解き明かした。この事実は、チョウが送粉者として重要な役割を果たすことで虫媒花の現在の形質獲得に大きな影響を与えていたことを指し示す。逆に、チョウが蜜標に対して生得的な口吻伸長反応を示したり、植物のフェノロジーにあわせてその生得的選好性を季節的に変化させる現象（5章）は、虫媒花がチョウの現在の生得的行動パターンの形成に大きな影響を与えていることをも意味する。さらに、同じ色でも生得的選好性のより高い季節にその色に対する学習がよりスムーズにおこり（5章）、また蜜標-蜜源連合学習の基盤として蜜標に対する生得的な口吻伸長反応が存在する（5章）といったように、チョウの学習は生得的行動と密接に関連している。以上をまとめると、虫媒花とチョウの関係には影響を与える方向順に、虫媒花のある形質→チョウの生得的行動→チョウの学習→虫媒花のある形質、という相互作用の環を見て取ることができる。もちろんこの関係は送粉を果たし学習能力も高い他の多くの昆虫にも当てはまると思われる。このように、チョウと虫媒花の間にも共進化的相互作用の実態を明らかにすることができたことは本論文の一つの成果といえるだろう。

次に、学習という観点から各行動様式を結びつけてみよう。現在、昆虫の学習には採餌学習（訪花学習を含む）（例えば、Lewis, 1986; Kandori and Ohsaki, 1996）、産卵学習（例えば、Swihart and Swihart, 1970; Traynier, 1984; Papaj, 1986）なわばりを持ったり巡回訪花を行うための位置学習（例えば、Murawski and Gilbert, 1986）などが知られている。本論文では、このうちモンシロチョウの訪花学習について扱ったが、本種の雌には、産卵したアブラナ科植物の外形や色を記憶し、初めてふれる産卵植物よりも産卵経験のある産卵植物に産卵する傾向があること（産卵学習）が確かめられている（Traynier, 1984）。ここで、各行動様式間相互作用をもたらすと考えられる要因として学習記憶の干渉作用について考えてみる。すでに、チョウ（Lewis, 1986）やハナバチ（Laverty, 1980; Waser, 1986; Dukas and Real, 1993）において、複数種の花の採餌技術を同時に使いこなすことはできない、つまり2種以上の花の採餌技術の間で記憶干渉がおこっていることが示唆または実証されている。これは、訪花行動内の記憶干渉であると位置づけることができる。一方、記憶干渉は各行動様式間でも相互におこりうると予想される。実際、モンキチョウの3種（*Colias Philodice eriphyle*, *C. weadii*, *C. alexandra*）では、産卵に専念する雌よりも、訪花の直後に産卵する雌のほうが産卵植物へ正確に降り立ちにくいことが確かめられている（Stanton, 1984）。これは、訪花学習により産卵学習が干渉されている可能性を示す。逆にモンシロチョウでは、訪花に専念する雌よりも、訪花と産卵を交互に繰り返す雌のほうが訪花一貫性の程度が減少するという現象が観察されており（Lewis, 1989）、これは産卵学習により訪花学習が干渉されている可能性を示している。このように、学習性は異なる行動様式間でも記憶の干渉を起こしうるという点で各行動様式が相互に影響していることを示す一例と考えることができる。ただし、モンシロチョウはなわばりを持たず、巡回訪花も行わない。また、交尾行動に学習性が関与するという報告も未だない。従って、本種では訪花行動と産卵行動の間においてのみ記憶干渉がおこることが予想される。

最後に、各行動様式を限られた時間の配分という観点から包括的に議論してみよう。それに先立ち、まずトレードオフの概念について述べておく必要がある。生活史に関する形質の間に、ある形質は他の形質を犠牲にしなければ増加させることができないという関係が存在するとき、これらの形質は互いにトレードオフの関係にあるという（例えば、Rose, 1983; Bell and Koufopanou, 1986; Stearns, 1989）。例えば、ヨツモンマメゾウムシ *Callosobruchus maculatus* は自分の余命を犠牲にし、資源を使いきることによってのみ産卵数を増加させることができる（現在の繁殖と将来の繁殖とのトレードオフ）（Wilson, 1989）。また、1回の繁殖で生産される子の数が増えると、それぞれの子に投資する量が減るため子の生存率が下がることが予測される（子の数と質とのトレードオフ）（Lack, 1947）。

トレードオフの概念は生活史形質にとどまらず、行動様式にも用いられるようになった。採餌と捕食の危険のトレードオフはその1つで、鳥は自分たちを空から襲う猛禽類に対する警戒と下を向いての採餌行動を同時にすることはできない。例えば、Caraco(1979)とCaraco et al.(1980)はメキシコユキヒメドリ（*Junco phaeonotus*）の冬の群れが、警戒（捕食者に対する見張り）、採餌、争い（餌をめぐる仲間どおしの）の3つのタイプの行動にどのように時間配分を行っているかを調べることで、群れの大きさに関する出費と利益の効果を分析している。

また、Gill and Wolf(1975)とPyke(1979)は非繁殖時期に一定数の蜜源となる花を含んだ採餌なわばりを防衛する鳥コバシゴシキタイヨウチョウ（*Nectarinia reichenowi*）を用いて、エネルギーと時間配分に関わるトレードオフについて具体的な実験を行った。彼らはまずなわばり防衛、採餌、休息という主な行動様式のそれぞれに費やされる単位時間あたりエネルギー消費量を測定した。そしてこの鳥がどの目的関数に従って行動しているかという問題に対し、複数の仮説を打ち立て各仮説ごとに理論的に最適な各行動様式への時間配分を算出し、それを現実と比較することでどの仮説が最も支持されるかを説いている。

このような各行動様式間の時間配分をめぐるトレードオフはモンシロチョウ成

虫にも存在すると考えられ、各個体は上述した5つの行動様式：交尾、訪花、休息、雌探索、産卵に一定の時間を最適に配分することで自らの繁殖成功度を最大化しようと努力しているだろう。

モンシロチョウの繁殖成功度に直接関わり、より多くの時間を配分すべき活動様式は雄雌で異なると考えられる。雄の場合、それは探雌活動であろう。雄の生涯繁殖成功度は、ひとえに何匹の雌と交尾できたかにかかっており、探雌活動に費やす時間の増加に伴い、交尾頻度の直線的な増加が期待されるからである。ただし、野外における本種の雄の平均的な生涯交尾頻度はかなり低いと予想される。それは、本種の雌の野外での生涯交尾頻度が2.84回と低く推定されており（Suzuki, 1979）、野外での性比が1対1であるならば、雄の平均交尾頻度も雌とほぼ同等であることが推察されるからである。このように雄が交尾可能な雌と巡り会う機会の著しく少ない状況下では、雄は交尾相手として捕まえた雌を長時間交尾によって拘束し、雌に交尾直後の爆発的な産卵を引き起こさせる（産卵バースト：2章）か、通常の交尾時間によって雌と離れ、新たな交尾チャンスを探して探雌活動を再開するかという、トレードオフの存在する2つの戦術のどちらを選択するか意志決定に迫られるだろう。前者は上げ幅こそ低いもののより確実に繁殖成功度を上げる効果があり、後者はチャンスこそ低いものの、もし新たに交尾可能な雌に巡り会えたなら、十分な大きさの精包を与えることが出来るという条件の下で非常に大きな繁殖成功度の上昇をもたらす。どちらの戦術を採用の方が有利であるかは雄の交尾状態次第であり、1回の交尾で精包をごく少量しか雌に与えられない状況下では前者を採用した方が適応的な場合が出てくると考えられる。

一方雌の場合、生涯繁殖成功度は主に生涯実現産卵数にかかっていると考えられる。しかし、生涯実現産卵数は潜在的可能産卵数の範囲内であり、潜在的可能産卵数は羽化した時点での体内保有卵数と脂肪体蓄積量によって雌ごとにほぼ決まっていると考えられるので、生涯実現産卵数には上限があると考えることがで

きる。したがって、雌の産卵時間への配分の増加は、その初期において産卵数増加による繁殖成功度の直線的な増加をもたらすと期待されるが、やがて産卵数が雌の生涯可能産卵数に近づくとつれ、産卵数増加に伴う繁殖成功度の増加は頭打ちになるだろう。しかし、そこからさらに産卵時間を配分することは、雌が良質な資源へ選択的に産卵する機会を増やすことで、更なる繁殖成功度の増加をもたらすと期待される。よって雌の場合、繁殖成功度を上げるためにより多くに時間を配分すべきは産卵行動であり、この行動には時間をかければかけるほど繁殖成功度の増加が見込まれるのである。

一方、これら繁殖成功度に直結する行動様式に十分な時間を配分するためには活動エネルギーを得るための訪花行動にも十分な時間を配分する必要がある。訪花行動のもっとも特徴的な特質は、産卵、探雌、交尾など他の行動様式が時間配分の上で可変性にとみ、その日1日の活動時間内に仮に全く配分しなくとも個体は存続可能なことに対し、訪花行動には個体維持に必要な最小限のエネルギーを得るための時間を必ず配分しなければならないという点である。ただし、チョウがミツバチやマルハナバチなどの社会性膜翅目のワーカーと異なる点として、自らのほぼ1日の活動に必要な花蜜が得られれば、それ以上の訪花行動は行わない、つまり満腹すれば訪花活動を停止する。これは、チョウの1日の吸蜜量には上限と下限があることを意味する。第4、5章ではモンシロチョウが訪花学習によって訪花採蜜をいっそう効率的に行うことを実証したが、この能力はほぼ定められた量の蜜を訪花行動によって得る場合に訪花活動に配分する時間を減少させ、ひいては雄における探雌時間の増加、雌における産卵時間の増加に結びつき、繁殖成功度の増加へとつながるであろう。

このように考えてくると、雄雌にとって繁殖成功度をより増加させるための雌探索や産卵行動への時間配分は、個体維持のための訪花行動への程度時間を割かれるかに依存しているといえる。例えば、蜜資源の豊富な場所では訪花行動に配分する時間を抑えることができるので、繁殖成功度に直結する雌探索や産卵行

動へより多くの時間を配分することができるが、蜜資源の少ない場所では訪花行動に費やされる時間が延長されることによってこれらの行動への時間配分が犠牲となるのである。訪花学習能力もまた蜜資源の質の良し悪しと同等の効果を持って訪花行動への時間配分に、ひいては繁殖成功度に直結する行動様式への時間配分に影響を与えることは前述の通りである。このように、社会性膜翅目のワーカーにとって訪花学習は巣への蜜運搬量を左右する形で間接的に自らの適応度に影響を与えるに過ぎないが、チョウの訪花学習は、各行動様式への時間配分に影響を与える形で自らの繁殖成功度と直接結びついている点で重要度が高く学習能力を持つことの意義が大きいことが示唆される。

要約

昆虫の日常的な行動様式は主に、配偶とそれに絡むなわばり防衛や雌探索、採餌、産卵、移動、休息などに分けられる。行動生態学における多くの研究は、これらの行動様式の個々にスポットを当て、ある行動様式がなぜそのようなものであるかについて、自然選択の立場から適応的、進化的解釈を試みてきた。しかし、これら様々な行動様式を同一種において研究し、それらを相互に関連づけたり、統合して個体の行動を包括的に評価することは大変難しく、研究例もほとんどない。そこで本研究では、モンシロチョウを用いてこの問題に取り組んだ。具体的には配偶様式、水分補給様式、訪花採餌様式の3つの点に着目した。以下に主な研究結果を述べる。

一生に複数回交尾した雌は最初に交尾間隔の短い雄、交尾歴の多い雄と交尾していた。このようなmating statusをもつ雄やサイズの小さい雄は交尾時に小さな精包しか雌に与えることができず、その結果このような雄と交尾した雌の再交尾が促進されることが考えられた。交尾間隔の短い雄や交尾歴の多い雄は、精包が小さくなると同時に交尾時間が長くなった。この点に関して、精包を少ししか与えられない雄は1回の交尾時間を長くすることで雌の体内の成熟卵数を増やし交尾後に雌の産卵バーストを起こさせることで自分の精子で受精された卵の数を増やそうと努力しているのではないかとする『産卵バースト仮説』を提示した。この説は、雌を産卵植物から遠ざけておくと、その後に産卵植物を与えたとき、一時的に産卵数の爆発的増加が確認されたという点において支持された。一方、雄は交尾中に平均して体重の7.4%にもおよぶ精包を雌に受け渡したが、このような相当量の栄養投資にも関わらず、交尾による雄の生存日数の短縮はほとんど見られなかった。この結果は、巨大な精包を与えることで雄は何らかのコストを支払っているとする一般的な見解に疑問を投げかけた（配偶様式：第2章）。

野外におけるモンシロチョウの吸蜜植物の糖濃度は50～60%と非常に高いこと

が分かった。このような高濃度の蜜を実験条件下で与え続けると、チョウは求水反応を示し、生存日数が縮まった。野外のモンシロチョウが高濃度の花蜜を吸いつつ、いかにして水分補給をしているのかという疑問に対して、2つの仮説を用意した。仮説1は露、雨水、水たまりなどから水分を直接得ているのだらうという説である。仮説2は、活発に活動を行うことで高濃度の花蜜を分解し残存水と代謝水を得るのだらうとする説である。仮説2は2点で支持された。つまり、高濃度のしょ糖を吸蜜させ続けた場合、活動量が多ければ求水反応を示すことが少なく生存日数も長かった（水分補給様式：第3章）。

ヒメジョオンへの訪花過程を2つのステップに分け、それぞれのステップで学習性が有効にはたらいっていることを示した。つまり、第1ステップである頭花への飛来時においてミス訪花の頻度が減少し、第2ステップである頭花上での蜜源探索時においてミス探索頻度が減少した。その結果として、単位頭花あたり処理滞在時間が減少し、実際の吸蜜効率も上昇した。さらにモンシロチョウには、学習の応用性、長期記憶保持、複数花同時記憶という高度な学習能力も確認された。野外において一種の花のみを連続的に訪花するという一貫訪花よりも、さらに高度な学習能力を必要とするlabile preference（数種の吸蜜効率の良い花を同時的に訪花）を本種が示す可能性がアミ室における観察において指摘されたが、上に挙げた3つの能力はこの訪花パターンを助長する力となるであろう（訪花採餌様式：第4章）。

花の色の生得的選好性は季節によって異なり、特に春は黄色に対する選好性を増大させた。そして、同じ色でも生得的選好性が高い時期には学習により効果的に定着が上昇した。これらの結果は2点において適応的意義を考えることができた。1つは、モンシロチョウが食草として利用するアブラナ科植物が、春に主に黄色い花を咲かせるため、それを効果的に吸蜜植物としても利用できるよう適応進化しているという可能性。もう1つは、モンシロチョウが野外で利用する吸蜜植物全体の花色の構成が春は黄、秋は青紫系へと移り変わり、モンシロチョウは

そのフェノロジーに合わせるように適応進化しているという可能性である。一方、蜜標に対する訪花行動は蜜標への生得的な口吻伸長反応とそれに続く蜜源蜜標連合学習によって成り立っていた。蜜標のない花に対してはこのような生得的反応と学習は起こらず、蜜標が訪花昆虫の効率的な採餌に大きな役割を果たしていることが明らかになった。また、蜜標のある花に対しては定着度（訪花一貫性）が高まりやすく、モンシロチョウを含む訪花昆虫の学習を用いた訪花パターンそのものが虫媒花の蜜標進化の一助となっていることが考察された（訪花採餌様式：第5章）。

モンシロチョウは野外の主要な吸蜜植物上で、盗蜜者としてではなく送粉者として寄与していた。しかし、全体的な訪花頻度はモンシロチョウを含む鱗翅目よりもハナバチなどの膜翅目の方が高く、鱗翅目の送粉者としての重要性は膜翅目に一歩ゆずるであろうと考えられた。しかし、植物と場所によっては鱗翅目の訪花頻度が最も高い場合もあり、その送粉者としての価値は無視できないと思われた（訪花採餌様式：第6章）。

本研究では、モンシロチョウという一種の昆虫を用い、その行動生態について、配偶様式、水分補給様式、訪花採餌様式の3点から解き明かした。そして、それらの行動様式を相互に関連づけ、限りある時間、栄養分、そしてエネルギーを各行動様式にいかに配分しているかをトレードオフの観点から考察し、個体の行動を包括的に評価するための指針を提示するにいたった。

謝辞

本研究の遂行ならびに論文の作成に至るまで、貴重なご教示と懇切丁寧なご指導をいただいた京都大学農学部昆虫生態学研究室の大崎直太先生に心から感謝いたします。私が大学4回生の時に初めて昆虫学研究室に足を踏み入れて以来8年間、先生には研究から日常生活に至るまで様々なご指南をいただきました。

また、久野英二教授には研究を押し進めていく上で終始貴重なご助言と暖かい励ましの言葉をいただくとともに、本論文の草稿に目を通していただき不明瞭な点をなおしていただきました。また同研究室の西田隆義博士、生態情報開発学研究室の高藤晃雄教授、高林純示助教授をはじめとする旧昆虫学研究室の教官、学生、関係者の方々には日常的に多くのご指導と有意義な討論をしていただきました。矢野修一博士には研究方針の相談にのっていただいたり学問的精神的に多くの示唆をいただきました。国重敦子氏、塩尻かおり氏、元京都工芸繊維大学の堀越真由美氏には実験材料を時折分けていただきました。Michael R. J. Boots博士及び桃山学院大学の巖圭介助教授には投稿論文の草稿に目を通していただき貴重なご教示をいただきました。厚くお礼申し上げます。最後に、京都大学体育会バドミントン部の皆様、そして物心両面においていつも暖かく支援してくれた両親に心から感謝いたします。

引用文献

- Adams, G. (1981) Search paths of fireflies in two dimensions. *Fla. Entomol.* **64**: 66-73.
- Aker, C. L. and D. Udovic (1981) Oviposition and pollination behavior of the yucca moth, *Tegeticula maculata* (Lepidoptera: Prodoxidae), and its relation to the reproductive biology of *Yucca whipplei* (Agavaceae). *Oecologia* **49**: 96-101.
- Amoaka-Atta, B. (1976) Gamma radiation effects on mating frequency and delayed mating of male *Cadra cautella* (Walker) (Lepidoptera: Pyralidae). *J. Kans. Entomol. Soc.* **49**: 579 (abstract).
- Anderson, A.L. (1932) The sensitivity of the legs of common butterflies to sugars. *J. Exp. Zool.* **63**: 235-259.
- Bagon, M., J.L. Harper, and C.R. Townsend (1996) *Ecology: Individuals, Populations and Communities*, 3rd edn. Blackwell Science, Oxford.
- Bawa, K.S. (1990) Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **21**: 399-422.
- Bell, G and V. Koufopanou (1986) The cost of reproduction. *Oxf. Surv. Evol. Biol.* **3**: 83-131.
- Bertin, R.I. (1982) Floral biology, hummingbird pollination and fruit production of trumpet creeper (*Campsis radicans*, Bignoniaceae). *Am. J. Bot.* **69**: 122-134.
- Boggs, C.L. (1981a) Selection pressures affecting male nutrient investment at mating in Heliconiine butterflies. *Evolution* **35**: 931-940.
- Boggs, C.L. (1981b) Nutritional and life-history determinants of resource allocation in holometabolus insects. *Am. Nat.* **117**: 692-709.
- Boggs, C.L. and L.E. Gilbert (1979) Male contribution to egg production in butterflies: Evidence for transfer of nutrients at mating. *Science* **206**: 83-84.
- Boggs, C.L. and W.B. Watt (1981) Population structure of pierid butterflies. IV. Genetic

and physiological investment in offspring by male *Colias*. *Oecologia* **50**: 320-324.

Bronstein, J.L. (1988) Mutualism, antagonism and the fig pollinator interaction. *Ecology* **69**: 1298-1302.

Burk, T. (1986) Sexual selection, feminism, and the behavior of biologists: changes in the study of animal behavior 1953-85. *Creighton Univ. Fac. J.* **5**: 1-16.

Burns, J.M. (1968) Mating frequency in natural populations of skippers and butterflies as determined by spermatophore counts. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* **61**: 852-859.

Bursell, E. (1964) Environmental aspects: humidity. pp. 323-361. In: *The Physiology of Insecta* (Rockstein, M., ed.) . Academic Press, New York and London.

Bursell, E. (1970) *An Introduction to Insect Physiology*. Academic Press, London and New York.

Caraco, T. (1979) Time budgeting and group size: a test of theory. *Ecology* **60**: 618-627.

Caraco, T., S. Martindale, and T.S. Whitham (1980) An empirical demonstration of risk-sensitive foraging preferences. *Anim. Behav.* **28**: 820-830.

Conner, J.K., R. Davis, and S. Rush (1995) The effect of wild radish floral morphology on pollination efficiency by four taxa of pollinators. *Oecologia* **104**: 234-245.

Corbet, S.A. (1978) Bees and the nectar of *Echium vulgare*. In: *The Pollination of Flower by Insects* (Richards, S.J., ed.). Springer, Berlin, pp. 21-30.

Corbet, S.A., D.M. Unwin, and O.E. Prys-Jones (1979a) Humidity, nectar and insect visits to flowers, with special reference to *Crataegus*, *Tilia* and *Echium*. *Ecol. Entomol.* **4**: 9-22.

Corbet, S.A., P.G. Willmer, J.W.L. Beament, D.M. Unwin, and O.E. Prys-Jones (1979b) Post-secretory determinants of sugar concentration in nectar. *Plant Cell Environ.* **2**: 293-308.

Darwin, C. (1859) *The Origin of Species by Means of Natural Selection*, 1st edn. John Murray, London.

Darwin, C. (1871) *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*. Appleton, New York.

Daumer, K. (1958) Blumenfarben, wie sie die bienen sehen. *Z. vergl. Physiol.* **41**: 49-110.

Davies, N.B. (1978) Territorial defense in the speckled wood butterfly (*Pararge aegeria*): the resident always wins. *Anim. Behav.* **26**: 138-147.

Dawkins, R. (1976) *The Selfish Gene*. Oxford Univ. Press, Oxford.

Dawkins, R. (1979) Twelve misunderstandings of kin selection. *Z. Tierpsychol.* **51**: 184-200.

Dawkins, R. and J.R. Krebs (1979) Arms races between and within species. *Proc. R. Soc. Lond. B* **205**: 489-511.

Drummond III, B.A. (1984) Multiple mating and sperm competition in the Lepidoptera. pp. 291-370. In: *Sperm Competition and the Evolution of Animal Mating Systems* (R.L. Smith, ed.) . Academic Press, Orlando.

Dukas, R. and L.A. Real (1991) Learning foraging tasks by bees: A comparison between solitary and social species. *Anim. Behav.* **42**: 269-276.

Dukas, R. and L.A. Real (1993) Learning constraints and floral choice behaviour in bumble bees. *Anim. Behav.* **46**: 637-644.

Ehrlich, A.H. and P.R. Ehrlich (1978) Reproductive strategies in the butterflies: I . Mating frequency, plugging, and egg number. *J. Kan. Entomol. Soc.* **51**: 666-697.

Eichwort, G.C. and H.S. Ginsberg (1980) Foraging and mating behavior in Apoidea. *Ann. Rev. Entomol.* **25**: 421-446.

江島正郎 (1980) 長崎県蝶類の訪花に関する記録 こがねむし **36**: 1-34.

江島正郎 (1983) 長崎県蝶類の訪花の記録 (第2報) こがねむし **41**: 22-37.

江島正郎 (1987) 日本の昆虫⑥モンシロチョウ 文一総合出版

Faegri, K. and L. van der Pijl (1979) *Principles of Pollination Ecology*, 3rd edn.

Pergamon, Oxford.

Fisher, R.A. (1930) *The General Theory of Natural Selection*. Clarendon Press, Oxford.

Formanowicz, D.R. (1984) Foraging tactics of an aquatic insect: partial consumption of prey. *Anim. Behav.* **32**: 774-781.

Forsberg, J. and C. Wiklund (1989) Mating in the afternoon: Time-saving in courtship and remating by females of a polyandrous butterfly *Pieris napi*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **25**: 349-356.

von Frisch, K. (1971) *Bees: their Vision, Chemical Senses and Language*. Cornell University Press, Ithaca, New York.

福田晴夫、浜栄一、葛谷健、高橋昭、高橋真弓、田中蕃、田中洋、若林守男、渡辺康之 (1982) 原色日本蝶類生態図鑑 (I) 保育社

福田晴夫、高橋真弓 (1988) 蝶の生態と観察 築地書館

Futuyma, D.J. and M. Slatkin (1983) *Coevolution*. Sinauer Associates Inc. Sunderland, Massachusetts.

Gilbert, L.E. and P.H. Raven (1975) *Coevolution of Animals and Plants*. University of Texas Press, Austin.

Gill, F.B. and L.L. Wolf (1975) Economics of feeding territoriality in the golden-winged sunbird. *Ecology* **56**: 333-345.

Gossard, T. and R.E. Jones (1977) The effects of age and weather on egg laying in *Pieris rapae*. *J. Appl. Ecol.* **14**: 65-71.

Goulson, D. and J.S. Cory (1993) Flower constancy and learning in foraging preferences of the green-veined white butterfly *Pieris napi*. *Ecol. Entomol.* **18**: 315-320.

Gwynne, D.T. (1984) Male mating effort, confidence of paternity, and insect sperm competition. pp. 117-149. In *Sperm Competition and the Evolution of Animal Mating Systems* (R.L. Smith, ed.) . Academic Press, Orlando.

Hamilton, W.D. (1972) Altruism and related phenomena, mainly in social insects. *Ann.*

Rev. Ecol. Syst. **3**: 193-232.

Harder, L.D. and Cruzan, M.B. (1990) An evaluation of the physiological and evolutionary influences of inflorescence size and flower depth on nectar production. *Func. Ecol.* **4**: 559-572.

Harlow, H.F. (1949) The formation of learning sets. *Psychol. Rev.* **56**: 51-65.

林弥栄、平野隆久 (1990) 山溪ハンディー図鑑1 野に咲く花 山と溪谷社

Heinrich, B. (1976) Foraging specializations of individual bumblebees. *Ecol. Mono.* **46**: 105-128.

Heinrich, B. (1979a) *Bumblebee Economics*. Harvard Univ. Press, Cambridge.

Heinrich, B. (1979b) "Majoring" and "minoring" by foraging bumble bees, *Bombus vagans*: An experimental analysis. *Ecology* **60**: 245-255.

Heithaus, E.R., P.A. Opler, and T.H. Fleming (1975) Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. *Ecology* **56**: 841-854.

Herrera, C.M. (1987) Components of pollinator "quality": comparative analysis of a diverse insect assemblage. *Oikos* **50**: 79-90.

伊藤嘉昭 (1978) 『比較生態学 (第2版)』岩波書店 東京.

井上民二、加藤真 (1993) シリーズ地球共生系4 花に引き寄せられる動物 --花と送粉者の共進化-- 平凡社 東京.

Janzen, D.H. (1979) How to be a fig. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **10**: 13-51.

Jennersten, O. (1984) Flower visitation and pollination efficiency of some North European butterflies. *Oecologia* **63**: 80-89.

Jones, R.E., J.R. Hart, and G.D. Bull (1982) Temperature, size and egg production in the cabbage butterfly, *Pieris rapae* L. *Aust. J. Zool.* **30**: 223-232.

Kaitala, A. and C. Wiklund (1994) Polyandrous female butterflies forage for matings. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **35**: 385-388.

Kaitala, A. and C. Wiklund (1995) Female mate choice and mating costs in the

polyandrous butterfly *Pieris napi* (Lepidoptera: Pieridae). *J. Insect Behav.* **8**: 355-363.

Kakutani, T., T. Inoue, and M. Kato (1989) Nectar secretion pattern of the dish-shaped flower, *Cayratia japonica* (Vitaceae), and nectar utilization patterns by insect visitors. *Res. Popul. Ecol.* **31**:381-400.

Kandori, I. and N. Ohsaki (1996) The learning abilities of the white cabbage butterfly, *Pieris rapae*, foraging for flowers. *Res. Popul. Ecol.* **38**(1): 111-117.

加藤真 (1993) 送粉者の出現とハナバチの進化. 井上民二、加藤真 (編) シリーズ地球共生系4 花に引き寄せられる動物 --花と送粉者の共進化-- 平凡社 東京 pp. 33-78.

Kelber, A. (1996) Colour learning in the hawkmoth *Macroglossum stellatarum*. *J. Experim. Biol.* **199**: 1127-1131.

Kevan, P.G. and H.G. Baker (1983) Insects as flower visitors and pollinators. *Ann. Rev. Entomol.* **28**: 407-453.

Knoll, F. (1922) Der tierversuch im dienste der blutenökologie. *Ber Dtsch Bot Ges* **40**: 30-40.

Knoll, F. (1924) Blütenökologie und sinnesphysiologie der insekten. *Naturwissenschaften* **12**: 988-993.

Krebs, J.R. and N.B. Davies (1981) *An Introduction to Behavioral Ecology*. Brackwell, Oxford. (城田安幸、上田恵介、山岸哲 共訳『行動生態学を学ぶ人に』, 蒼樹書房) .

Krebs, J.R. and R.H. McCleery (1984) Optimization in behavioral ecology. In: *Behavioral Ecology: An Evolutionary Approach*, 2nd edn. (Krebs, J.R. and N.B. Davies, eds.). Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 91-121.

Labine, P.A. (1964) Population biology of the butterfly, *Euphydryas editha*. I. Barriers to multiple inseminations. *Evolution* **18**: 335-336.

Lack, D. (1947) The significance of clutch size. *Ibis* **89**: 302-352.

Laverty, T.M. (1980) The flower-visiting behaviour of bumble bees: Floral complexity and learning. *Can. J. Zool.* **58**: 1324-1334.

Laverty, T.M. and R.C. Plowright (1988) Flower handling by bumblebees: A comparisons of specialists and generalists. *Anim. Behav.* **36**: 733-740.

Levin, D.A. and D.E. Berube (1972) *Phlox* and *Colias*: The efficiency of a pollination system. *Evolution* **26**: 242-250.

Lewis, A.C. (1986) Memory constraints and flower choice in *Pieris rapae*. *Science* **232**: 863-865.

Lewis, A.C. (1989) Flower visit consistency in *Pieris rapae*, the cabbage butterfly. *J. Anim. Ecol.* **58**: 1-13.

Lunau, K. (1988) Innate and learned behaviour of flower-visiting hoverflies -- flower-dummy experiments with *Eristalis pertinax* (SCOPOLI) (Diptera, Syrphidae). *Zool. Jb. Physiol.* **92**: 487-499.

Lunau, K. (1990) Colour saturation triggers innate reactions to flowers signals: flower dummy experiments with bumblebees. *J. Comp. Physiol. A* **166**: 827-834.

Lunau, K. (1991) Innate flower recognition in bumblebees (*Bombus terrestris*, *B. lucorum*; Apidae): optical signals as landing reaction releasers. *Ethology* **88**: 203-214.

Lunau, K. (1992) A new interpretation of flower guide colouration: absorption of ultraviolet light enhance colour saturation. *Plant Syst. Evolu.* **183**: 51-65.

Lunau, K. and E.J. Maier (1995) Innate color preferences of flower visitors. *J. Comp. Physiol. A* **177**: 1-19.

MacArthur, R.H. and E.R. Pianka (1966) On the optimal use of a patchy environment. *Am. Nat.* **100**: 603-609.

Mackintosh, N.J. (1974) *The Psychology of Animal Learning*. Academic Press, New York.

Macphail, E.M. (1982) *Brain and Intelligence in Vertebrates*. Clarendon Press, Oxford.

Maynard Smith, J. and G.A. Parker (1976) The logic of asymmetric contests. *Anim. Behav.* **24**: 159-175.

Metcalf, R.A. (1980) Sex-ratios, parent-offspring conflict, and local competition for mates in the social wasps *Polistes metricus* and *Polistes variatus*. *Am. Nat.* **116**: 642-654.

Minnich, D.E. (1921) An experimental study of the tarsal chemoreceptors of two nymphalid butterflies. *J. Exp. Zool.* **33**: 173-203.

Minnich, D.E. (1922 a) The chemical sensitivity of the tarsi of the red admiral butterfly, *Pyrameis atalanta* Linn. *J. Exp. Zool.* **35**: 57-81.

Minnich, D.E. (1922 b) A quantitative study of tarsal sensitivity to solution of saccharose, in the red admiral butterfly, *Pyrameis atalanta* Linn. *J. Exp. Zool.* **36**: 445-457.

Morse, D.H. (1982) The turnover of milkweed pollinia on bumblebees, and implications for outcrossing. *Oecologia* **53**: 187-196.

Motten, A.F. (1983) Reproduction of *Erythronium umbilicatum* (Liliaceae): pollination success and pollinator effectiveness. *Oecologia* **59**: 351-359.

Muraoka, K. and M. Watanabe (1994) A preliminary study of nectar production of the field cress, *Rorippa indica*, in relation to the age of its flowers. *Ecol. Res.* **9**: 33-36.

Murawski, D.A. and L.E. Gilbert (1986) Pollen flow in *Psiguria warscewiczii*: a comparison of *Heliconius* butterflies and hummingbirds. *Oecologia* **68**: 161-167.

Oberhauser, K.S. (1988) Male monarch butterfly spermatophore mass and mating strategies. *Anim. Behav.* **36**: 1384-1388.

Oberhauser, K.S. (1989) Effects of spermatophores on male and female monarch butterfly reproductive success. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **25**: 237-246.

Oberhauser, K.S. (1992) Rate of ejaculate breakdown and intermating intervals in monarch butterflies. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **31**: 367-373.

Parker, G.A. (1970) Sperm competition and its evolutionary effect on copula duration in the fly *Scatophaga stercoraria*. *J. Insect Physiol.* **16**: 1301-1328.

Papaj, D.R. (1986) Interpopulation differences in host preference and the evolution of learning in the butterfly *Buttus philenor*. *Evolution* **40**: 518-530.

Papaj, D.R. (1993) Automatic behavior and the evolution of instinct: lessons from learning in parasitoids. In: *Insect Learning: Ecological and Evolutionary Perspectives* (Papaj, D.R. and A.C. Lewis, eds.). Chapman & Hall, New York, pp. 243-272.

Papaj, D.R. and A.C. Lewis (1993) *Insect Learning: Ecological and Evolutionary Perspectives*. Chapman & Hall, New York.

Papaj, D.R. and R.J. Prokopy (1989) Ecological and evolutionary aspects of learning in phytophagous insects. *Ann. Rev. Entomol.* **34**: 315-350.

Patton, R.L. (1963) *Introductory Insect Physiology*. W.B. Saunders Company, Philadelphia and London.

Penny, J.H.J. (1983) Nectar guide colour contrast: a possible relationship with pollination strategy. *New Phytol.* **95**: 707-721.

Percival, M.S. (1965) *Floral Biology*. Pergamon Press, London.

Pivnick, K.A. and J.N. McNeil (1985) Effects of nectar concentration on butterfly feeding: measured feeding rates for *Thymelicus lineola* (Lepidoptera: Hesperidae) and a general feeding model for adult Lepidoptera. *Oecologia* (Berlin) **66**: 226-237.

Pliske, T.E. (1973) Factors determining mating frequencies in some New World butterflies and skippers. *Ann. Entomol. Soc. Am.* **66**: 165-169.

Powell, J.A. and R.A. Mackie (1966) Biological interrelationships of moths and *Yucca whipplei*. *U. Calif. Publ. Entomol.* **42**: 1-46.

Price, M.V. and N.M. Waser (1979) Pollen dispersal and optimal outcrossing in *Delphinium nelsoni*. *Nature* **277**: 294-297.

Primack, R.B. and J.A. Silander (1975) Measuring the relative importance of different pollinators to plants. *Nature* **255**: 143-144.

Prokopy, R.J., and B.D. Roitberg (1984) Foraging behavior of true fruit flies. *Am. Sci.*

72: 41-49.

Pyke, G.H. (1979) The economics of territory size and time budget in the gorden-winged sunbird. *Amer. Natur.* **114**: 131-145.

Pyke, G.H., H.R. Pulliam and E.L. Charnov (1977) Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *Q. Rev. Biol.* **52**: 137-154.

Pyke, G.H. and N.M. Waser (1981) The production of dilute nectars by hummingbird and honeyeater flowers. *Biotropica* **13**: 260-270.

Ramsey, M.W. (1988) Differences in pollinator effectiveness of birds and insects visiting *Banksia menziesii* (Proteaceae). *Oecologia* **76**: 119-124.

Richards, A.J. (1986) *Plant Breeding Systems*. George Allen and Unwin, London.

Rose, M.R. (1983) Theories of life history evolution. *Amer. Zool.* **23**:15-23.

Rutowski, R.L. (1979) The butterfly as an honest salesman. *Anim. Behav.* **27**: 1269-1270.

Rutowski, R.L. (1980) Courtship solicitation by females of the checkered white butterfly, *Pieris protodice*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **7**: 113-117.

Rutowski, R.L. (1984) Production and use of secretions passed by males at copulation in *Pieris protodice* (Lepidoptera: Pieridae). *Psyche*. **91**: 141-152.

Rutowski, R.L., C.E. Long, L.D. Marshall, and R.S. Vetter (1981) Courtship solicitation by *Colias* females (Lepidoptera: Pieridae). *Am. Midl. Nat.* **105**: 334-340.

Rutowski, R.L., G.W. Gilchrist, and B. Terkanian (1987) Female butterflies mated with recently mated males show reduced reproductive output. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **20**: 319-322.

佐竹義輔、大井次三郎、北村四郎、亙理俊次、富成忠夫 (1982) 日本の野生植物 平凡社

Schemske, D.W. and C.C. Horvitz (1984) Variation among floral visitors in pollination ability: a precondition for mutualism specialization. *Science* **225**: 519-521.

Schmidt-Nielsen, B. and K. Schmidt-Nielsen (1951) A complete account of the water metabolism in kangaroo rats, on experimental verification. *J. cell. comp. Physiol.* **38**: 165-181.

Schmidt-Nielsen, B. and K. Schmidt-Nielsen (1952) Water metabolism of desert mammals. *Physiol. Rev.* **32**: 135-166.

Scora, R.W. (1964) Dependency of pollination on patterns in *Monarda* (Labiateae). *Nature* **204**: 1011-1012.

Shapiro, A.M. (1982) Survival of refrigerated *Tatochila* butterflies (Lepidoptera: Pieridae) as an indicator of male nutrient investment in reproduction. *Oecologia* **53**: 139-140.

白水隆、原章 (1960) 原色日本蝶類幼虫大図鑑 保育社

白水隆、川副昭人、若林守男 (1987) 原色日本蝶類図鑑 保育社

Snow, D.W. and B.K. Snow (1980) Relationships between hummingbirds and flowers in the Andes of Colombia. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.)* **38**: 105-139.

Stearns, S.C. (1989) Trade-offs in lifehistory evolution. *Funct. Ecol.* **3**: 259-268.

Stanton, M.L. (1984) Short-term learning and the searching accuracy of egg-laying butterflies. *Anim. Behav.* **32**: 33-40.

Stone, J.L. (1996) Components of pollination effectiveness in *Psychotria suerrensensis*, a tropical distylous shrub. *Oecologia* **107**: 504-512.

Sugawara, T. (1979) Stretch reception in the bursa copulatrix of the butterfly, *Pieris rapae crucivora*, and its role in behaviour. *J. Comp. Physiol.* **130**: 191-199.

Suzuki, Y. (1978) Adult longevity and reproductive potential of the small cabbage white, *Pieris rapae crucivora* Boisduval (Lepidoptera: Pieridae). *Appl. Entomal. Zool.* **13**: 312-313.

Suzuki, Y. (1979) Mating frequency in females of the small cabbage white, *Pieris rapae crucivora* Boisduval (Lepidoptera: Pieridae). *Kontyu* **47**: 335-339.

Svard, L. (1985) Paternal investment in a monandrous butterfly, *Pararge aegeria*. *Oikos*

45: 66-70.

Svard, L. and C. Wiklund (1986) Different ejaculate delivery strategies in the first versus subsequent matings in a swallowtail butterfly *Papilio machaon*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **18**: 325-330.

Svard, L. and C. Wiklund (1988) Fecundity, egg weight, and longevity in relation to multiple mating in females of the monarch butterfly. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **23**: 39-43.

Svard, L. and C. Wiklund (1989) Mass and production rate of ejaculates in relation to monandry/polyandry in butterflies. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **24**: 395-402.

Swihart, C.A. and S.L. Swihart (1971) Colour selection and learned feeding preferences in the butterfly, *Heliconius charitonius* Linn. *Anim. Behav.* **18**: 60-64.

Tanaka, H. (1982) Relationship between ultraviolet and visual spectral guidemarks of 93 species of flowers and the pollinators. *J. Jap. Bot.* **57**: 146-159.

田中忠治 (1959) 花にくる虫(1) 採集と飼育 **21**(4): 116-117.

田中忠治 (1982) 蝶の訪花 *Amica* **27**: 207-255.

田中忠治 (1989) 続 蝶の訪花 *Amica* **30**: 53-84.

Tepedino, V.J. (1981) The pollination efficiency of the squash bee (*Peponapis pruinosa*) and the honey bee (*Apis mellifera*) on summer squash (*Cucurbita pepo*). *J. Kan. Entomol. Soc.* **54**: 359-377.

Traynier, R.M.M. (1984) Associative learning in the oviposition behaviour of the cabbage butterfly, *Pieris rapae*. *Physiol. Ent.* **9**: 465-472.

Vogel, S. and C.D. Michener (1985) Long bee legs and oil-producing floral spurs, and a new *Rediviva* (Hymenoptera, Melittidae; Scrophulariaceae). *J. Kans. Entomol. Soc.* **58**: 359-364.

Waddington, K.D. and B. Heinrich (1981) Patterns of movement and floral choice by foraging bees. In: *Foraging Behavior: Ecological, Ethological, and Psychological Approaches* (Kamil, A.C. and T.D. Sargent, eds.). New York: Garland, pp. 215-230.

Wagge, J.K. (1979) Dual function of the damsefly penis: sperm removal and transfer. *Science* **203**: 916-918.

Waser, N.M. (1983) The adaptive nature of floral traits: ideas and evidence. pp. 241-285. In: *Pollination Biology* (L. Real, ed.). Academic Press, New York.

Waser, N.M. (1986) Flower constancy: definition, cause and measurement. *Am. Nat.* **127**: 593-603.

Watanabe, M. (1988) Multiple matings increase the fecundity of the yellow swallowtail butterfly, *Papilio xuthus*, in summer generations. *J. Insect Behav.* **1**: 17-30.

Watanabe, M. (1992) Egg maturation in laboratory-reared females of the swallowtail butterfly, *Papilio xuthus* L. (Lepidoptera: Papilionidae), feeding on different concentration solutions of sugar. *Zool. Sci.* **9**: 133-141.

渡辺康之 (1991) 検索入門チョウ 保育社

Watt, W.B., P.C. Hoch, and S.G. Mills (1974) Nectar resource use by *Colias* butterflies: chemical and visual aspects. *Oecologia* (Berlin) **14**: 353-374.

Werren, J.H. (1980) Sex ratio adaptations to local mate competition in a parasitic wasp. *Science* **208**: 1157-1159.

Wiebes, J.T. (1979) Coevolution of figs and their insect pollinators. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **10**: 1-12.

Wigglesworth, V.B. (1972) *The Principles of Insect Physiology*, 7th edn. Chapman and Hall, London.

Wiklund, C. and J. Foresberg (1991) Sexual size dimorphism in relation to female polygamy in butterflies: a comparative study of Swedish Pieridae and Satyridae. *Oikos* **60**: 373-381.

Wiklund, C., A. Kaitala, V. Lindfors, and J. Abenius (1993) Polyandry and its effect on female reproduction in the green-veined white butterfly (*Pieris napi* L.). *Behav. Ecol. Sociobiol.* **33**: 25-33.

Wiklund, C., T. Eriksson, and H. Lundberg (1979) The wood white butterfly *Leptidea sinapis* and its nectar plants: A case for mutualism or parasitism. *Oikos* **33**: 358-362.

Wilson, E.O. (1975) *Sociobiology*. Belknap Press of Harvard Univ. Press, Cambridge, Mas. (伊藤嘉昭 監修『社会生物学』全5巻、思索社) .

Wilson, K. (1989) The evolution of oviposition behaviour in the bruchid *Callosobruchus maculatus*. PhD thesis, University of Sheffield.

Wilson, P.W. and J.D. Thompson (1991) Heterogeneity among floral visitors leads to discordance between removal and deposition of pollen. *Ecology* **72**: 1503-1507.

Wyatt, R. (1983) Pollinator plant interactions and the evolution of breeding systems. In: *Pollination Biology* (L. Real, ed.). pp. 51-96, Academic Press, New York.